

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

HELOÍSA BEATRIZ ANTONIAZI EVANGELISTA

Revisão sistemática da literatura sobre invasões biológicas com macrófitas
e fatores abióticos relacionados à invasividade da Poaceae *Urochloa arrecta*

Maringá

2014

HELOÍSA BEATRIZ ANTONIAZI EVANGELISTA

Revisão sistemática da literatura sobre invasões biológicas com macrófitas e fatores abióticos relacionados à invasividade da Poaceae *Urochloa arrecta*

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada do Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Biologia das Interações Orgânicas.

Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz

Maringá

2014

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
(Biblioteca Central - UEM, Maringá, PR, Brasil)

E92r Evangelista, Heloísa Beatriz Antoniazi
Revisão sistemática da literatura sobre invasões biológicas com macrófitas e fatores abióticos relacionados à invasividade da Poaceae *Urochloa arrecta* / Heloísa Beatriz Antoniazi Evangelista. -- Maringá, 2014.

62 f. : il. (algumas color.), figs., tabs.

Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.
Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Maringá, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada, 2014.

1. Mata Ciliar - Sombreamento. 2. Mata Ciliar - Conservação. 3. Plantas aquáticas invasoras. 4. Plantas aquáticas - Poaceae *Urochloa arrecta*. 5. Plantas aquáticas não nativas. I. Thomaz, Sidinei Magela, orient. II. Universidade Estadual de Maringá. Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada. III. Título.

CDD 21.ed. 577.68

AMMA-001840

FOLHA DE APROVAÇÃO

HELOÍSA BEATRIZ ANTONIAZI EVANGELISTA

Revisão sistemática da literatura sobre invasões biológicas com macrófitas e fatores abióticos relacionados à invasividade da Poaceae *Urochloa arrecta*

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada do Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Biologia das Interações Orgânicas pela Comissão

Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

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

Prof. Dr. Edson de Oliveira Fontes
UTFPR/Londrina

Prof. Dr. Roger Paulo Mormul
Universidade Estadual de Maringá

Prof. Dra. Karina Fidanza Rodrigues
Universidade Estadual de Maringá

Prof. Dra. Sandra Andréia Pierini
UNICESUMAR

Aprovada em: 18 de Novembro de 2014.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. Keshiyu Nakatani - Bloco G90, campus da Universidade Estadual de Maringá.

AGRADECIMENTOS

Muitas pessoas me ajudaram ao longo desses 10 anos de laboratório, tanto de maneira direta quanto indiretamente. Dificilmente conseguirei agradecer a todos. No entanto, tentarei.

Primeiramente, agradeço a Deus, pela realização do sonho do Doutorado, por ter me dado forças para persistir e proteção, mesmo em meio às várias tribulações durante todo o percurso de desenvolvimento desse projeto.

Agradeço em especial ao meu orientador, Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz, pela orientação durante todo o curso. Grata pelo imenso carinho e confiança. Foi um privilégio fazer parte do laboratório.

A toda minha família, pelo amor e parceria como também, pelas tantas ajudas no laboratório nos finais de semana e feriados.

Aos meus amigos e companheiros de laboratório, que foram tantos ao longo dos dez anos de caminhada desde a Iniciação Científica. Em especial nesses últimos 4 anos, Márcio, Natália, Cris, Thaísa, Edu, Roger, Zé, Mari, Thamis e Fabi.

Aos amigos de corredor e vizinhos de laboratório, Dú, Gazo, Seu Ni, Claudinha, Susi, Luzia, Rô entre outros.

A todos os professores de Pós Graduação (PGB e PEA) pelos ensinamentos.

Agradeço ao pessoal do Núpelia, pelo apoio, ajuda e parceria em todos os experimentos e em outros momentos também.

Agradeço também à Estela pelo apoio no PGB.

Por último, ao CNPq, pela concessão da bolsa.

Revisão sistemática da literatura sobre invasões biológicas com macrófitas e fatores abióticos relacionados à invasividade da Poaceae *Urochloa arrecta*

RESUMO

A vegetação ripária exerce controle no funcionamento do ecossistema, principalmente pela redução da radiação solar, e como consequência limita a produtividade primária nos rios e de modo mais intenso nos córregos. Além disso, zonas ripárias representam áreas de grandes trocas biológicas, físicas e químicas entre o ambiente terrestre e aquático. A redução do sombreamento pela mata ciliar pode desencadear o aumento do crescimento de macrófitas, e pode tornar essa região mais suscetível a invasão de espécies exóticas. Este estudo destaca a espécie de macrófita emergente exótica invasora *Urochloa arrecta*, que no Brasil é facilmente encontrada em ambientes degradados, provavelmente em função de sua alta capacidade de dispersão por meio de fragmentos, e alta agressividade na colonização de ambientes. De modo geral, foi avaliado se o sucesso de *U. arrecta* e outras duas espécies nativas está diretamente relacionado à disponibilidade de luz no ambiente. Em dois trabalhos concluiu-se que o sombreamento pela vegetação ripária é um meio a longo prazo de controle dessa espécie exótica invasora. A melhor maneira de se evitarem os impactos negativos de espécies não nativas é prevenir a sua introdução. Devido ao grande potencial invasor de *U. arrecta* e a perda de diversidade de plantas aquáticas nos ambientes que esta espécie invade, sua presença deve ser levada em consideração para à manutenção da conservação e do funcionamento do ecossistema.

Palavras-chave: mata ciliar, plantas aquáticas, espécies não nativas.

Sistematic review of the literature about biological invasions with macrophytes and abiotics factors related to the invasiveness of the Poaceae *Urochloa arrecta*

ABSTRACT

Riparian vegetation exerts control on ecosystem functioning, especially in the reduction of solar radiation, and limiting the primary productivity in rivers and streams in the most intense way. In addition, riparian areas represent areas of great biological, physical and chemical exchanges between the terrestrial and aquatic environment. The reduction of shading by riparian vegetation, may trigger increased growth of weeds, and can make this region more susceptible to invasion by exotic species. This study highlights the exotic invasive emergent macrophyte *Urochloa arrecta* in Brazil, which is easily found in degraded environments, probably due to their high dispersal ability through fragments, and high aggressivity in colonizing new environments. In general, we study if the success of *U. arrecta* and two native species are directly related to the availability of light in the environment. In both studies, it was concluded that the shading by riparian vegetation is a medium to long-term control of this invasive alien species. Finally, the best way to avoid the negative impacts of non-native species is to prevent their introduction, since the high invasive potential of *U. arrecta* and the loss of diversity of aquatic plants in environments that this species invades, should be taken into consideration for the conservation and maintenance of ecosystem functioning.

Palavras-chave: riparian, aquatic plants, non-native species.

SUMÁRIO

Introdução	6
Referências	9
Capítulo I - Uma análise das publicações sobre macrófitas invasoras em ecossistemas aquáticos	11
Resumo	12
Abstract	13
Introdução	14
Materiais e Métodos	15
Resultados	17
Discussão	20
Referências	25
Capítulo II - Crescimento de <i>Urochloa arrecta</i> influenciado pelo grau de sombreamento e concentrações de nutrientes	32
Resumo	33
Abstract	34
Introdução	35
Materiais e Métodos	36
Resultados	38
Discussão	40
Referências	42
CAPÍTULO III - O sombreamento pela vegetação ripária e a competição com herbáceas nativas reduzem a invasão de córregos por uma Poaceae africana	48
Resumo	49
Abstract	50
Introdução	51
Materiais e métodos	53
Resultados	55
Discussão	58
Referências	60

Introdução

O tema “introdução de espécies” é há muito tempo estudado por biólogos. Foi inicialmente reportado por Darwin (1859), no seu livro “A origem das espécies”, e depois explorado no livro de Elton (1958), “The ecology of invasion by animals and plants”. Atualmente, a introdução de espécies exóticas e sua naturalização pode ser considerada responsável por alterações na estrutura e no funcionamento dos ecossistemas, homogeneização da biota e redução da biodiversidade (LODGE, 1993; VITOUSEK, 1996).

Existem muitas divergências na literatura relacionada à ecologia de invasões, principalmente ao se tratar das terminologias utilizadas. O uso dos termos “espécies nativas” e “espécies exóticas” é frequentemente feito sem uma base conceitual (REJMÁNEK, 2000). No presente estudo trataremos dos termos da seguinte maneira: espécies introduzidas fora de seu ambiente natural, em locais que não poderiam ocupar sem sua introdução direta ou indireta, são definidas como exóticas (IUCN, 2000), e podem receber outras denominações como não nativas, não indígenas, alienígenas, naturalizadas, entre outras. Essas espécies introduzidas podem se expandir de forma acentuada tornando-se invasoras (RICHARDSON, 2000). Geralmente, as espécies invasoras são definidas como a biota introduzida antropogenicamente, que rapidamente se torna naturalizada, propagando-se e dominando os novos habitats.

Podemos destacar quatro estádios da invasão, que podem ser descritos sucintamente como segue. O primeiro deles é o transporte, associado ao fato de que espécies cujos propágulos são transportados por longas distâncias podem tornar-se ocasionais em uma nova região; o segundo é a colonização, pois filtros abióticos podem determinar se os propágulos sobrevivem em um novo habitat e afetar as taxas de crescimento; o terceiro é o estabelecimento, já que vários processos podem criar resistência biótica suprimindo a taxa reprodutiva de plantas não nativas; o quarto e último é a dispersão e/ou expansão populacional, uma vez que as taxas de propagação de plantas não nativas depende da capacidade de dispersão e conectividade do habitat (THEOHARIDES; DUKES, 2007). Dentre as características morfológicas e fisiológicas que auxiliam a invasão por plantas, podemos destacar a habilidade de se reproduzir vegetativamente, o alto recrutamento, as altas taxas de crescimento, a fácil dispersão, o

curto ciclo de vida e a produção de agentes alelopáticos (ELTON 1958; PYŠEK et al., 2008).

No Brasil, os problemas com introduções de espécies em ecossistemas aquáticos continentais são frequentes e abrangem vários grupos de organismos, como os moluscos *Limnoperna fortunei* e *Curriculafluminea*, os peixes *Oreochromis niloticus* e *Cichlaxelberia*, o microcrustáceo *Daphnia lumholzi* e as macrófitas aquáticas *Hydrilla verticillata* (Lf) Roylee e *Urochloa arrecta* (Hack. Ex T. Durand & Schinz) Morrone & Zuloaga. No presente estudo, vamos destacar a invasão de *U. arrecta*, que é uma espécie nativa da África, introduzida no Brasil provavelmente para o uso em pastagens, mas que não teve sucesso como forrageira. Ela é considerada uma espécie altamente competitiva, que atinge elevada biomassa e está presente em ambientes lênticos e lóticos do país (MARTINS et al., 2008; POTT et al., 2011; FERNANDES et al., 2013). Devido a sua ampla distribuição, resistência a extensos períodos de secas e seus impactos negativos já demonstrados sobre a diversidade da flora nativa (MICHELAN et al., 2010a; MICHELAN et al., 2010b) e também de peixes (CARNIATTO et al., 2013), essa espécie causa grande preocupação em termos de conservação dos ecossistemas aquáticos.

A introdução de uma espécie pode acarretar efeitos negativos não somente para o próprio grupo, mas também sobre outros organismos associados a ela, principalmente quando se trata de uma macrófita, pois elas desempenham um papel central na estrutura e dinâmica de toda a comunidade aquática. É essencial evitar a importação ou translocação de espécies não nativas, ou ao menos como identificar as introduções no início da fase de colonização, para que o seu manejo seja realizado, evitando grandes infestações e danos à biota, e aos serviços ambientais e econômicos associados ao sistema invadido. Dessa forma, são necessários estudos com foco na invasão por *U. arrecta*, até porque seu manejo após o estabelecimento e colonização tem se revelado muito dificultoso, uma vez que esta possui uma grande capacidade de produzir bancos monotípicos com elevada biomassa.

Abordamos aqui uma análise cienciométrica sobre os estudos de invasão de macrófitas aquáticas. Dentro desse contexto, vamos apresentar e discutir os resultados de dois experimentos que buscaram melhorar a compreensão sobre os fatores que podem afetar o potencial invasor dessa espécie (*U. arrecta*). O segundo capítulo trata de como os ambientes degradados são mais susceptíveis à presença de espécies exóticas, e, por isso, investigamos se a capacidade de *U. arrecta* em se estabelecer em ambientes

impactados está relacionado a diferentes graus de sombreamento e/ou diferenças nas concentrações de nutrientes do sedimento. No terceiro capítulo avaliamos o impacto da ausência do sombreamento que a vegetação ripária exerce sobre a invasão de uma espécie exótica e de duas espécies nativas. A partir de nossos resultados esperamos contribuir para o conhecimento sobre o comportamento desta espécie visto que ela tem um grande potencial invasor que deve ser levado em consideração para a manutenção da conservação e do funcionamento do ecossistema.

Referências

CARNIATTO, T. S. M.; CUNHA, E. R.; FUGI, R.; OTA, R. R. Effects of an Invasive Alien Poaceae on Aquatic Macrophytes and Fish Communities in a Neotropical Reservoir. **Biotropica**, v. 45, n. 6, p. 747-754, 2013.

ELTON, CHARLES S. **The ecology of invasions by animals and plants**. University of Chicago Press, 2000.

FERNANDES, L.F.G.; TEIXEIRA, M.C.; THOMAZ, S.M. Diversity and biomass of native macrophytes are negatively related to dominance of an invasive Poaceae in Brazilian sub-tropical streams. **ActaLimnologicaBrasiliensia**, v. 25, n. 2, p. 202-209, 2013.

IUCN Species Survival Commission (2000) "IUCN Red List of threatened species." World Conservation Union, Gland, Switzerland (www.redlist.org).

LODGE, DAVID M. Biological invasions: lessons for ecology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 8, n. 4, p. 133-137, 1993.

MARTINS, D.; COSTA, N.V.; TERRA, M.A.; MARCHI, S.R. Caracterização da comunidade de plantas aquáticas de dezoito reservatórios pertencentes a cinco bacias hidrográficas do estado de São Paulo. **PlantaDaninha**, v. 26, n. 1, p. 17-32, 2008.

MICHELAN, T. S.; THOMAZ, S.; MORMUL, R. P.; CARVALHO, P. Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. **Freshwater Biology**, v. 55, n. 6, p. 1315-1326, 2010a.

MICHELAN, T. S.; THOMAZ, S. M.; BINI, L. M. Native macrophyte density and richness affect the invasiveness of a tropical Poaceae species. **PloS one**, v. 8, n. 3, p. e60004, 2013b.

POTT, V.J.; POTT, A.; LIMA, L.C.P.; OLIVEIRA, A.K.M. Aquatic macrophyte diversity of the Pantanal wetland and upper basin. **Brazilian Journal of Biology**, v. 71, n. 1, p. 255-263, 2011.

PYŠEK, P.; RICHARDSON D.M.; PERGL J.; JAROŠÍK V., SIXTOVÁ, Z.; WEBER, E. Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 23, n. 5, p. 237-244, 2008.

REJMÁNEK, M. Invasive plants: approaches and predictions. **Austral ecology**, v. 25, n. 5, p. 497-506, 2000.

THEOHARIDES, K. A.; DUKES, J. S. Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. **New Phytologist**, v. 176, n. 2, p. 256-273, 2007.

VITOUSEK, P. M. Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. In: **Ecosystem Management**. Springer New York, 1996. p. 183-191.

RICHARDSON, D. M. et al. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. **Diversity and distributions**, v. 6, n. 2, p. 93-107, 2000.

**Capítulo I - Uma análise das publicações sobre macrófitas invasoras
em ecossistemas aquáticos**

Artigo aceito pelo periódico *AquaticInvasion*.

Disponível em:

www.aquaticinvasions.net/2014/accepted.html

Resumo

Neste estudo, realizamos uma análise cientométrica de trabalhos científicos publicados relacionados à ecologia de invasão de macrófitas aquáticas, em ambientes aquáticos continentais, a fim de avaliar as principais tendências e lacunas na pesquisa sobre esse grupo de organismos. As análises demonstraram que as publicações que tratavam de macrófitas invasoras aumentaram exponencialmente na última década. Entretanto, o índice de atividade (uma comparação entre as tendências quantitativas de macrófitas invasoras em relação a todos os documentos sobre macrófitas) indicou que macrófitas invasoras não têm sido consistentemente estudadas quando comparadas a outros temas na área de limnologia na última década. As espécies de macrófitas mais estudadas foram *Myriophyllum spicatum*, *Hydrilla verticillata*, *Phragmites australis* e *Eichhornia crassipes*. Algumas lacunas encontradas estavam relacionadas ao número limitado de estudos a algumas espécies importantes que ameaçam os ecossistemas tropicais; ocorreu também uma sub-representação dos impactos das macrófitas sobre a comunidade de peixes e falta de estudos associando macrófitas com microorganismos (bactérias e fungos). Estudos que englobavam vários níveis de complexidade biológica também foram escassos, o que indicou que os estudos foram fragmentados em níveis específicos. Finalmente, houve um viés geográfico claro, com menos estudos que ocorrem na região Neotropical e Afrotropical. Essas lacunas podem ser úteis para abordar estudos futuros que possam ajudar a avaliar as causas da invasão por macrófitas e os impactos de tais invasões nos ecossistemas de água doce.

Palavras chave: plantas exóticas, macrófitas não nativas, invasibilidade, invasividade.

Abstract

In this study, we performed a scientometric analysis of published scientific papers on the biological invasion of macrophytes in freshwater ecosystems to assess the main trends and gaps in research concerning this group of organisms. The analysis showed that publications on invasive macrophytes increased exponentially in the last decade. However, the activity index (a comparison of the quantitative trends of invasive macrophytes in relation to all of the papers on macrophytes) indicated that invasive macrophytes have not been consistently studied more than other topics in the field of limnology over the last decade. The most studied macrophyte species were *Myriophyllum spicatum*, *Hydrilla verticillata*, *Phragmites australis* and *Eichhornia crassipes*. Certain gaps were related to the limited number of studies on the important species threatening tropical ecosystems, under-representation of investigations on the impacts of invasive macrophytes on fish and lack of studies associating macrophytes with microorganisms (bacteria and fungi). Studies that encompassed several levels of biological complexity were also scarce, indicating that the studies were fragmented at specific levels. Finally, there was a clear geographical bias, with fewer studies occurring in Neotropical and Afrotropical regions. Identification of these gaps may be useful for addressing future studies that might help evaluate the causes of invasion by macrophytes and the impacts of such invasions on freshwater ecosystems.

Key words: exotic plants, non-native macrophytes, invasibility, invasiveness.

Introdução

Em geral, a maior parte da atenção dirigida para a biologia da invasão é dedicada aos organismos terrestres, em vez de organismos aquáticos (Davis, 2000; Jeschke et al., 2012). Especificamente, as plantas têm sido o grupo mais estudado em ambientes terrestres (Pysek & Richardson 2006; Pysek et al., 2008). Entre os estudos relacionados a ambientes terrestres, destacam-se os estudos a longo prazo de ecossistemas, tais como florestas (Matlack & Schaub 2011) e estudos de pragas na agricultura (Hummel et al., 2002), para ilustrar a maior preocupação com a conservação e restauração de ambientes e sistemas de importância econômica direta (Steedman et al., 1996). No entanto, os estudos sobre os ecossistemas aquáticos são escassos quando se considera a sua importância ecológica e econômica (Johnson et al., 2009; Jeschke et al., 2012). Além disso, em comparação com os ecossistemas terrestres, os ecossistemas aquáticos têm uma diversidade maior por unidade de área (Balian et al., 2008), maior taxa de extinção (Jenkins 2003), e parecem ser especialmente vulneráveis a espécies invasoras (Sala et al., 2000; Alcaparras et al., 2007). Assim, a avaliação das causas e consequências de invasões é especialmente relevante nestes ecossistemas.

Macrófitas têm adaptações que permitem a sua rápida dispersão e crescimento (Santamaria 2002) aumentando seu potencial invasivo. Além disso, esses organismos são importantes na estruturação de ambientes aquáticos, promovendo o aumento da complexidade do habitat em diferentes escalas e sustentando a diversidade funcional de outras assembléias (Taniguchi et al., 2003). Ecossistemas de água doce são altamente impactados pelos seres humanos (por exemplo, por meio da eutrofização), o que aumenta a invasibilidade destes sistemas por macrófitas (Engelhardt et al., 2011).

O sucesso de macrófitas invasoras na colonização e proliferação têm causado graves danos a rios, lagos, pântanos e reservatórios. Os impactos causados pelas macrófitas podem estender-se a partir de comunidades de plantas (por exemplo, Madsen et al., 1991) a outros níveis tróficos (Theel et al., 2008) e até a ecossistemas inteiros (por exemplo Yarrow et al., 2009). Devido à importância dessas plantas para transformar os ecossistemas aquáticos, a identificação de lacunas na literatura sobre macrófitas invasoras ainda é necessária para melhor atender futuros estudos destinados a determinar as causas e os efeitos das invasões de macrófitas.

No presente estudo, pretende-se responder às seguintes questões: i) Qual é a tendência temporal em publicações sobre invasões biológicas relacionadas com

macrófitas aquáticas? ii) Que espécies, formas de vida, regiões biogeográficas e abordagens (por exemplo, teórica, experimental ou observacional) receberam maior foco de estudo? (iii) Qual o nível de organização (genética, população, comunidade e ecossistema) em que as comunidades associadas a macrófitas aquáticas invasoras são estudadas com mais frequência? Assim, o objetivo deste estudo é compreender as características da literatura científica relacionada a invasões por macrófitas aquáticas e determinar as lacunas científicas no campo.

Materiais e Métodos

A pesquisa foi realizada em Janeiro de 2013 usando a base Thomson Reuters database (ISI Web of Science, apps.isiknowledge.com) e usando as seguintes combinações: ("macrophyte*" OR "aquaticplant*") AND ("exotic*" OR "inva*") para filtrar palavras como macrophyte, macrophytes, aquaticplant, aquaticplants, invasion, invader, invasibility, invasiveness e invasive ou exotic nos campos de pesquisa por título, resumo e palavras-chave. Somente estudos que trataram macrófitas como exótica, invasora ou ambos foram considerados. Artigos de 1970 a dezembro de 2012 foram divididos em períodos de cinco anos e oito grupos para análise; 890 artigos foram encontrados, e 533 foram retidos para posterior análise. Nos artigos restantes o conteúdo não correspondeu ao nosso enfoque. Com base nesse conjunto de dados, foi avaliado o número de artigos publicados por período de cinco anos e o número de artigos publicados em diferentes revistas.

Durante o período de cinco anos de 1976-1980 e 1981-1985, não encontramos nenhum artigo relacionado com macrófitas invasoras. No entanto, devido ao grande número de itens analisados em outros anos (533 artigos), uma amostragem aleatória foi realizada de 30% dos itens para cada período de cinco anos para manter a representação proporcional de cada período. Também encontramos apenas um artigo a partir dos períodos de cinco anos de 1970-1975 e 1986-1990, que foi retido para análise posterior. Este procedimento de amostragem resultou em 161 artigos, que foram integralmente analisados.

Classificamos os artigos de acordo com os seguintes tópicos: (i) espécies de macrófitas exótica e/ou invasora estudada, (ii) o grupo taxonômico ou conjunto associado a macrófitas exóticas e/ou invasoras estudadas, (iii) tipo de estudo (em situ /

observacional, laboratorial ou teórica), e (iv) o nível de organização que foi investigada. Em relação ao último tópico, dividimos os estudos em quatro níveis organizacionais (de acordo com Parker et al 1999; Gherardi 2007.): (i) dinâmica populacional (por exemplo, abundância e crescimento populacional), (ii) genética (incluindo hibridação), (iii) comunidade (por exemplo, riqueza, diversidade e estrutura trófica), e (iv) os processos do ecossistema (por exemplo, a disponibilidade de nutrientes e produtividade primária). Por causa do grande número de estudos que abordam os aspectos econômicos (danos econômicos causados pela introdução de espécies), incluímos este tópico como uma quinta categoria.

Os estudos foram agrupados de acordo com três outras questões (seguindo Carrillo-Gavilán & Vila 2010): invasividade (potencial invasor/reprodução e dispersão), invasibilidade (atributos dos ecossistemas associados à suscetibilidade à colonização e estabelecimento de espécies introduzidas) e de impacto (qualquer alteração associada com a presença de macrófitas invasoras). Finalmente, para identificar qualquer tendência geográfica nos estudos sobre macrófitas invasoras, separamos estudos por país e por região geográfica (Paleártica, Neártica, Neotropical, Afrotropical, Australásia e Oriental).

Análise dos Dados

O número total de publicações ao longo dos anos foi ajustado com uma regressão exponencial. Para avaliar o progresso das publicações científicas sobre a invasão biológica utilizando macrófitas, foram comparadas as publicações relacionadas a invasão biológica das macrófitas a todas as publicações relacionadas às macrófitas no mesmo período. Para realizar essa tarefa, utilizamos o índice de atividade $IA = (CY/CT)/(TY/TT)$; (**IA**): $IA = (CY/CT)/(TY/TT)$; onde CY é o número de artigos com o tema macrófitas aquáticas invasoras de um dado ano (y); CT é o total de artigos com o tema macrófitas aquáticas invasoras de todos os anos estudados; TY é o número de todos os trabalhos de macrófitas aquáticas em um dado ano (y); e TT o número de todos os trabalhos de macrófitas aquáticas em todos os anos estudados. Esse índice tem sido utilizado em alguns trabalhos que fazem avaliações cienciométricas (Kumari 2006; Caliman et al., 2010). $IA=1$ indica que os trabalhos de macrófitas aquáticas invasoras

tiveram a mesma taxa de publicação que os trabalhos relacionados a macrófitas; $IA > 1$ demonstra que os trabalhos de macrófitas aquáticas invasoras tiveram maior frequência de publicação comparada aos trabalhos relacionados a macrófitas; $IA < 1$ significa que os trabalhos de macrófitas aquáticas invasoras tiveram menor frequência de publicação comparada aos trabalhos relacionados a macrófitas. Devido ao baixo número de trabalhos em certos anos, foram analisadas o IA usando intervalos de 5 anos. Para estimar os valores de IA, nós só usamos os artigos publicados nas cinco revistas com maior número de publicações encontradas na nossa pesquisa. Usamos este critério pois as publicações sobre macrófitas estavam espalhadas ao longo de 175 revistas (ver resultados), e fomos conservadores, e analisamos a produção de artigos sobre macrófitas invasoras de acordo com as revistas mais importantes utilizadas por pesquisadores da área.

Resultados

O número de trabalhos ao longo dos anos foi explicado com uma equação exponencial ($R = 0.70$; Figure 1A). No entanto, o IA com base nas cinco revistas que publicaram mais artigos sobre macrófitas invasoras foi altamente variável e se aproximou de 1,0, entre 2000 e 2013 (Figura 1B), indicando que a frequência de artigos sobre invasão biológica foi semelhante à frequência de artigos com foco em outros temas relacionados com macrófitas aquáticas. Os valores superiores a 1,0 foram encontrados para 1990-2000 (Figura 1B).

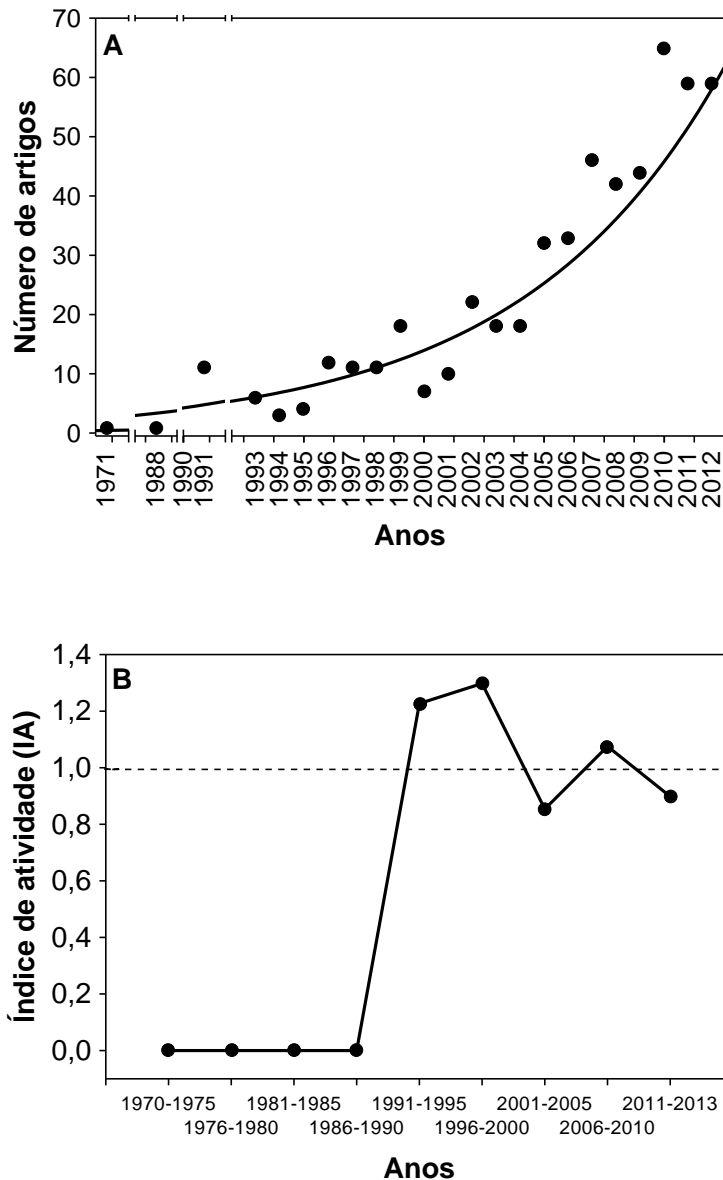


Figure 1. (A) Tendência temporal dos trabalhos que possuíam o foco de estudo na macrófita aquática invasora e/ou exótica (B) Tendência temporal do índice de atividade (IA) em pesquisas com foco em macrófitas invasoras em relação a todos os estudos que investigam macrófitas aquáticas no mesmo período.

Os artigos analisados foram publicados em 175 jornais, e *Hydrobiologia*, *Aquatic Botany*, *Journal of Aquatic Plant Management*, *Biological Invasions* e *Freshwater Biology* foram as mais representativas em termos de número de publicações sobre o assunto, que consistia em 33,5% dos artigos. As revistas *Biological Invasions* e *Diversity and Distribution* representam as revistas de maior impacto na área de invasão biológica, e nelas foram publicados apenas 4,8% e 0,4% dos artigos analisados, respectivamente.

Dos 161 artigos que foram completamente revisados, 65 espécies de macrófitas aquáticas foram estudadas. As espécies mais frequentemente investigadas foram *Myriophyllumspicatum* L. (41 artigos), *Hydrillaverticillata* (Lf) Royle (21 artigos), *Phragmitesaustralis* (Cav.) Steud. (16 artigos), *Eichhorniacrassipes* (Mart.) Solms-Laubach (13 artigos) e *Elodeanuttallii* (Planchon) St. John (12 artigos); estas espécies representam 45,17% das espécies investigadas.

Em relação aos grupos taxonômicos ou assembléias associadas a macrófitas invasoras, as espécies nativas de macrófitas têm recebido mais atenção (36% dos estudos), enquanto que o zooplâncton foi o grupo que recebeu menos atenção nas investigações (<1% do total) (Figura 2). Fitoplâncton, macroinvertebrados e peixes foram objeto de um número intermediário de estudos (Figura 2). Entre os macroinvertebrados, 36% das investigações focaram no Coleoptera *Euhrychiopsislecontei* (Dietz), uma espécie nativa da América do Norte.

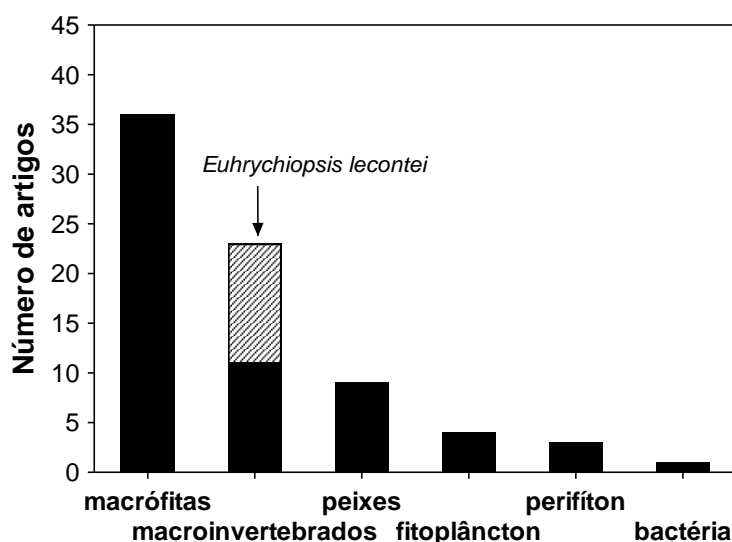


Figure 2. Grupos taxonômicos ou assembléias estudadas associadas às macrófitas aquáticas.

Quanto ao tipo de estudo, os experimentos foram os mais representativos e constituíram 75,2% dos estudos, que foram agrupadas em laboratório (58,7%) e *in situ* (41,3%). Estudos utilizando uma abordagem observacional representaram 9,9% do total, ao passo que os estudos teóricos (por exemplo, revisões) compuseram 3,1% do total. As investigações que empregaram uma combinação de dois ou mais tipos de estudos (*in situ*, experimentais e de observação) foram responsáveis por 11,8% do total. Entre os 161 artigos, 50,2% consideraram as macrófitas tanto exótica quanto invasora, 47,2% dos artigos consideraram como exóticas, e 2,6% consideraram apenas macrófitas

invasoras nativas. Assim, nossa análise se baseou principalmente em espécies invasoras não-nativas.

Os resultados da avaliação do nível de organização utilizados nas investigações indicaram que 28,9% das investigações estudaram a dinâmica da população (por exemplo, o crescimento de espécies invasoras), 23,9% trabalharam uma abordagem relacionada ao nível da comunidade (por exemplo, efeitos de macrófitas invasoras na diversidade de espécies nativas ou vice-versa), 14,5% estudaram o aspecto econômico, 11,9% utilizaram a perspectiva ecossistêmica (por exemplo, a produtividade de espécies invasoras e os efeitos sobre os recursos ambientais) e 19,5% estudaram mais de um nível de organização. Finalmente, os estudos sobre a genética dessas espécies foram escassos e representaram apenas 1,3% do total.

Em relação à importância das características das plantas ou propriedades de ecossistemas relacionados a invasões, 32,9% de todas as investigações foram relacionadas a invasividade de macrófitas, 9,3% consideraram a invasibilidade das comunidades e 8,1% das investigações estudaram dois assuntos simultaneamente. Impactos foram abordados em 24,2% dos estudos. E 25,5% não se encaixam em nenhuma das categorias anteriores.

Finalmente, 51% dos estudos foram realizados na região Neártica (77 investigações nos EUA) e 25% foram realizados na região Paleártica (principalmente na China e na França, com 10 estudos de cada um). A região Australásia foi investigada em 13% dos estudos (Austrália e Nova Zelândia 20 estudos, cada) e o Afrotropical, regiões neotropicais e orientais foram investigadas em menos de 10% dos estudos. Apenas um estudo foi realizado em dois países pertencentes a duas regiões biogeográficas diferentes (EUA e França).

Discussão

Os resultados demonstraram que houve um aumento significativo no número de artigos relacionados a macrófitas aquáticas invasoras, especialmente após a década de 1990, e o número aumentou mais rapidamente na última década. Foi observado um aumento nos estudos ecológicos de macrófitas aquáticas desde 1960 (Padial et al. 2008), mas nossos dados mostraram que o foco em espécies invasoras ocorreu somente nos últimos 10 anos, o que é consistente com a área de invasão biológica em geral

(Richardson & Pyšek 2008). A tendência temporal confirma que as invasões biológicas atingiram um elevado nível de importância, em geral, o que também foi observado por outros (por exemplo, Qiu & Chen 2009; Puth & Pott 2005; Gurevitch et al., 2011). No entanto, macrófitas invasoras não receberam mais atenção do que outros temas relacionados a macrófitas depois de 2000, pois os valores de IA permaneceram perto de 1,0.

As revistas com maior impacto no campo de invasão biológica (*Diversity and Distribution* e *Biological Invasions*) não foram as revistas mais utilizadas pelos pesquisadores que investigam as invasões de macrófitas. Este achado pode estar relacionado com o foco dessas revistas, que inclui ambientes aquáticos e terrestres. Estudos relacionados às invasões biológicas são mais frequentes nos ecossistemas terrestres, que são os habitats mais visíveis e acessíveis para os seres humanos, por isso elas recebem mais atenção dos ecólogos (Puth & Pott, 2005). Em uma pesquisa de literatura geral sobre as espécies invasoras ou exóticas para o período 1995-2004, 66,1% de todos os trabalhos estudaram os ecossistemas terrestres, o restante, ecossistemas marinhos e de água doce (Puth & Pott, 2005). No entanto, os poucos estudos em revistas importantes nesta área também indicaram que as investigações com foco em macrófitas invasoras não estão contribuindo para questões mais amplas no campo de invasões biológicas, o que ocorre com as plantas terrestres. O número de estudos em ecossistemas de água doce que testaram as principais hipóteses na área de invasões biológicas é muito menor do que o número de estudos realizados em ecossistemas terrestres (Jeschke et al., 2012), o que corrobora os poucos estudos sobre macrófitas que foram publicados em revistas da área. Apesar de serem sub-utilizados na investigação dos aspectos mais amplos da biologia da invasão, as macrófitas podem ser consideradas um meio adequado para a conexão com os problemas nesta área, porque são elementos fundamentais para o ambiente aquático (Wetzel, 2001), e macrófitas invasoras podem causar sérios problemas ecológicos e prejuízos econômicos em todo o mundo (por exemplo, Pieterse & Murphy, 1990).

A elevada porcentagem de pesquisas encontradas em nosso estudo, envolvendo abordagens experimentais, ocorreu porque os estudos observacionais, geralmente, superam estudos experimentais na área de limnologia (Bourget & Fortin, 1995). O elevado número de investigações experimentais em relação aos estudos observacionais sugeriu que a investigação sobre invasões de macrófitas é projetada principalmente para determinar os processos e mecanismos por trás das invasões. Notamos que a maioria

dos experimentos tentou entender a capacidade de invasão e os impactos causados por ela; esses são campos apropriados para serem investigados por meio de uma abordagem experimental. Neste sentido, nosso estudo difere de estudos que se concentram em espécies aquáticas invasoras, em geral, que normalmente registram uma porcentagem maior de estudos com uma abordagem observacional em relação a uma abordagem experimental (Olyarnik et al., 2008). Apesar de reconhecer a importância de experimentos para determinar os mecanismos associados com as invasões, poucas pesquisas enfocaram situações mais realistas (*in situ*). Essa é uma lacuna que deve ser suprida porque essas investigações complementam experimentos realizados sob condições mais controladas.

De acordo com as nossas expectativas, o atual conhecimento dos impactos de macrófitas é restrito a determinadas espécies exóticas por causa de seu alto potencial de invasão (por exemplo, *M. spicatum*, *P. australis*, *H. verticillata*, *E. canadenses* e *E. nuttallii*) (Hershner&Havens 2008; Sousa et al., 2010). Além disso, essas espécies são invasoras em países mais desenvolvidos de clima temperado e zonas subtropicais, necessitando de um maior número de estudos em ecossistemas tropicais. Por exemplo, a macrófita *M.spicatum* foi a mais estudada, e considera-se invasora em quase todo o mundo, mas especialmente nos Estados Unidos. Além disso, *M.spicatum* pode habitar uma variedade de ecossistemas aquáticos, tais como lagos, lagoas, rios e canais de irrigação (Eiswerth et al., 2000). No entanto, *E.crassipes*, que está entre as 100 maiores ervas daninhas do mundo (IUCN, 2000), foi a quarta espécie mais estudada. Outras espécies livres flutuantes, como *S. molesta* e *P.stratiotes*, são altamente invasoras nos trópicos (Coetzee et al., 2011), mas têm sido pouco estudadas. As lacunas entre o alto potencial invasor e o baixo número de estudos dessas espécies livre flutuantes podem ser atribuídas ao fato de que elas invadem principalmente as regiões quentes, onde os estudos são escassos.

O grupo taxonômico mais estudado foi o de macroinvertebrados associado a macrófita, mais do que as macrófitas invasoras em si. A preferência para o estudo de macroinvertebrados pode ser um resultado que a influência de macrófitas têm em seus colonizadores, predadores, a sua distribuição, relações tróficas e disponibilidade de alimentos (van der Berg et al., 1997). Além disso, a facilidade de estudar organismos macroinvertebrados em comparação com outros organismos, tais como peixes ou organismos microscópicos, pode explicar parcialmente essa preferência. Em geral, os estudos analisados avaliaram a distribuição, abundância e riqueza de espécies de

macroinvertebrados quando combinada com espécies exóticas de macrófitas aquáticas. Em particular, a espécie *E.lecontei* (Dietz) foi a mais estudada, e está diretamente associada com a pesquisa sobre a espécie da macrófita *M.spicatum*, já que *E. lecontei* pode ser utilizada no controle biológico de *M.spicatum* (Sheldon & Creed 1995; Lambrinos 2004).

De acordo com nossos registros, estudos que investigam o plâncton e peixes associados a macrófitas invasoras são mal representados. Esses poucos estudos considerando macrófitas invasoras e sua relação com as comunidades de peixes foi uma surpresa, pois as macrófitas têm um papel importante em comunidades de peixes (Gomes et al., 2012). Além disso, os peixes têm um papel importante nos aspectos econômicos (Hoeinghaus et al., 2009) e podem afetar a estrutura e funcionamento do ecossistema (Pendleton et al., 2014). Assim, as alterações causadas por macrófitas invasoras aos peixes podem se propagar em direção a aspectos econômicos e ecológicos. Ainda mais surpreendente foi a falta de estudos associando o papel de invasões em microorganismos (bactérias e fungos) e vice-versa. Por exemplo, estudos demonstraram que micorrizas desempenham um papel chave na invasão de plantas terrestres (Pringle e Wolfe 2011) e micorrizas também estão associadas com macrófitas (Beck-Nielsen e Madsen, 2001); no entanto, as ligações entre as macrófitas invasoras e fungos aparentemente foram ignoradas.

A maioria dos estudos pesquisados considera macrófitas como ambas espécies exóticas invasoras e, o que é mais provável, porque a maioria das espécies invasoras supera as barreiras de dispersão para o seu estabelecimento e se espalha para novas regiões onde proliferaram e são consideradas exóticas (Ricciardi & Cohen 2007). A grande preocupação com invasões por espécies exóticas decorre da capacidade destas espécies para reduzir a diversidade de espécies nativas (Richardson et al., 2000; Wilson & Ricciardi 2009); decorre do fato que elas competem com outras espécies de macrófitas (Mony et al., 2007; Sousa et al., 2009) e alteram a composição de outras comunidades aquáticas (por exemplo, Douglas & O'Connor, 2003; Wilson & Ricciardi, 2009; Casatti et al., 2009).

Estudos realizados na população e na comunidade dominam nosso conjunto de dados, mas os ecossistemas foram menos estudados. Este nível organizacional deve ser investigado com mais frequência, porque os impactos aos ecossistemas não são facilmente detectados e, por vezes, permanecem ignorados (Simberloff et al., 2013). Além disso, ecossistemas inteiros podem mudar em resposta a invasões (Strayer 2010).

Estudos que empregam mais de um nível de organização também foram sub-representados. Esta tendência é paralela às tendências dos ecossistemas terrestres em que os estudos sobre o impacto das plantas invasoras em diferentes níveis tróficos são escassos (Pyšek et al., 2012).

Quando se considera a invasividade de macrófitas comparada com a invasibilidade dos ecossistemas, aquela recebeu mais atenção, demonstrando que o estudo dos atributos relacionados às espécies de macrófitas que facilitam a invasão é preferido pelos investigadores. Nosso conjunto de dados também mostrou que há poucas investigações dirigidas à invasividade e invasibilidade juntas (8,1%), e os resultados foram menores do que os que foram encontrados para plantas terrestres invasoras (13,5%, de acordo com Peternon e Pivelli, 2006).

Assim, os nossos resultados destacam que o conhecimento adicional sobre os fatores ambientais que afetam invasões de macrófitas e estudos que tratavam de invasividade e invasibilidade ainda são necessários. Estudos que abordam tanto a invasividade quanto a invasibilidade estão se tornando cada vez mais comuns em biologia de invasão (Richardson & Pyšek, 2006; Thuiller et al., 2010), pois a análise desses dois fatores pode resultar em uma melhor compreensão e capacidade de prever a propagação e o impacto de espécies invasoras, que são temas principais em ecologia aplicada. Hipóteses que combinam interações invasor-ecossistema têm um maior potencial para melhorar o conhecimento de invasões, do que os estudos que analisam separadamente as invasões ou características do habitat (Jeschke et al. 2012).

Finalmente, nosso estudo também mostrou um claro viés geográfico nos estudos de macrófitas invasoras, que são mais frequentes no Neártico (quase a metade de todos os estudos são realizados nos EUA) e regiões do Paleártico. O mesmo viés ocorre no campo de invasão biológica em geral (Qiu & Chen 2009), e pode limitar a compreensão das invasões porque as regiões tropicais e mais diversificadas foram investigadas com menos frequência (Fridley et al., 2007; Pyšek et al., 2008). A falta de estudos desenvolvidos simultaneamente em duas regiões biogeográficas diferentes foi também uma questão analisada, pois a combinação dos resultados de nativas e invasoras contribui para uma melhor compreensão dos mecanismos que regulam o sucesso da invasão (por exemplo, Thiébaud 2011).

Em resumo, nosso trabalho mostra que existe um diversificado leque de temas abordados nos estudos de macrófitas invasoras, mas há uma falta de integração entre os temas, o que significa que as espécies invasoras e os ambientes que elas invadem foram

analisados separadamente. Isso pode limitar as informações disponíveis sobre a ecologia e os impactos de macrófitas invasoras. Assim, os efeitos de espécies invasoras em comunidades nativas e a dinâmica do ecossistema (por exemplo, a produtividade primária, ciclagem de nutrientes, etc), a susceptibilidade de ecossistemas nativos à invasão de espécies não-nativas, e a previsão de espécies potencialmente invasoras pode ser mal interpretado. Além disso, estudos com macrófitas invasoras são raros nas principais revistas da área de invasão biológica, indicando que essas plantas são raramente usadas para testes teóricos em campo. Finalmente, poucos artigos analisaram a importância dos invasores nos trópicos, as interações peixe-macrófitas e microorganismos-macrófitas, genética e impacto de macrófitas invasoras ou mais de um nível de organização. Estas são questões importantes e necessárias para a conservação, e são áreas que devem receber uma maior ênfase em futuras pesquisas sobre macrófitas invasoras.

Referências

Balian EV, Segers H, Lévêque C, Martens K (2008) The freshwater animal diversity assessment: an overview of the results. *Hydrobiologia* 595: 627-637.

Beck-Nielsen D, Madsen TV (2001) Occurrence of vesicular-arbuscularmycorrhiza in aquatic macrophytes from lakes and streams. *Aquatic Botany* 71: 141-148.

Bourget E, Fortin MJ (1995) A commentary on current approaches in the aquatic sciences. In *Space Partition within Aquatic Ecosystems*. Springer Netherlands, pp 1-16.

Caliman A, Pires AF, Esteves FA, Bozelli RL, Farjalla VF (2010) The prominence of and biases in biodiversity and ecosystem functioning research. *Biodiversity and Conservation* 19: 651-664.

Capers RS, Selsky R, Bugbee GJ, White JC (2007) Aquatic plant community invasibility and scale-dependent patterns in native and invasive species richness. *Ecology* 88: 3135-3143.

Carrillo-Gavilán MA, Vilà M (2010) Little evidence of invasion by alien conifers in Europe. *Diversity and Distributions* 16: 203-213.

Casatti L, de Paula Ferreira C, Carvalho FR (2009) Grass-dominated stream sites exhibit low fish species diversity and dominance by guppies: an assessment of two tropical pasture river basins. *Hydrobiologia* 632: 273-283.

Coetzee JA, Hill MP, Byrne MJ, Bownes A (2011) A Review of the Biological Control Programmes on *Eichhorniacrassipes* (C.Mart.) Solms (Pontederiaceae), *Salviniamolesta* D. S. Mitch. (Salviniaceae), *Pistiastratiotes* L. (Araceae), *Myriophyllumaquaticum* (Vell.) Verdc. (Haloragaceae) and *Azollafiliculoides* Lam. (Azollaceae) in South Africa. *African Entomology* 19: 451-468.

Davis ME (2000) *Invasion Biology*. Oxford University Press Inc., New York 259pp.

Douglas MM, O'Connor RA (2003) Effects of the exotic macrophyte, para grass (*Urochloamutica*), on benthic and epiphytic macroinvertebrates of a tropical floodplain. *Freshwater Biology* 48: 962-971.

Eishwerth ME, Donaldson SG, Johnson WS (2000) Potential environmental impacts and economic damages of Eurasian Watermilfoil (*Myriophyllumspicatum*) in Western Nevada and Northeastern California. *Weed Technology* 14:511-518.

Engelhardt KA (2011) Eutrophication aquatic. In: Simberloff D, Rejmánek M (eds) *Encyclopedia of biological invasions*. University of California Press, Berkeley, USA, pp 209-213.

Fridley JD, Stachowicz JJ, Naeem S, Sax DF, Seabloom EW, Smith MD, Stohlgren TJ, Tilman D, Von Holle B (2007) The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* 88: 3-17.

Gherardi F (2007) Understanding the impact of invasive crayfish. In: *Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats*. Springer Netherlands, pp 501-542.

Gomes LC, Bulla K, Agostinho AA, Vasconcelos LP, Miranda LE (2012) Fish assemblage dynamics in a Neotropical floodplain relative to aquatic macrophytes and the homogenizing effect of a flood pulse. *Hydrobiologia* 685: 97-101.

Gurevitch J, Fox GA, Wardle GM, Taub D (2011) Emergent insights from the synthesis of conceptual framework for biological invasions. *Ecology Letters* 14: 407-418.

Hershner C, Havens KJ (2008) Managing invasive aquatic plants in a changing system: strategic consideration of ecosystem services. *Conservation Biology* 22: 544-550.

Hoeinghaus DJ, Agostinho AA, Gomes LC, Pelicice FM, Okada EK, Latini JD, Kashiwaqui EAL, Winemiller KO (2009) Effects of River Impoundment on Ecosystem Services of Large Tropical Rivers: Embodied Energy and Market Value of Artisanal Fisheries. *Conservation Biology* 23: 1222-1231.

Hummel RL, Walgenback JF, Hoyt GD, Kennedy GG (2002) Effects of production system on vegetable arthropods and their natural enemies. *AgricultureEcosystems&Environment* 93: 165-176.

IUCN Species Survival Commission (2000) "IUCN Red List of threatened species." World Conservation Union, Gland, Switzerland(www. redlist. org).

Jenkins M (2003) Prospects for biodiversity. *Science* 302: 1175-1177.

Jeschke J, Aparicio LG, Haider S, Heger T, Lortie C, Pyšek P, Strayer D (2012) Support for major hypotheses in invasion biology is uneven and declining. *NeoBiota* 14: 1-20.

Johnson PTJ, Olden JD, Solomon CT, Zanden MJV (2009) Interactions among invaders: community and ecosystem effects of multiple invasive species in an experimental aquatic system. *Oecologia* 159:161-170.

Kumari L (2006) Trends in synthetic organic chemistry research. Cross-country comparison of activity index. *Scientometrics* 67: 467-476.

Lambrinos JG (2004) How interactions between ecology and evolution influence contemporary invasion dynamics. *Ecology* 85:2061-2070.

Madsen JD, Sutherland JW, Bloomfield JA, Eichler LW, Boylen CW (1991) The decline of native vegetation under dense Eurasian watermilfoil canopies. *Journal of Aquatic Plant and Management* 29: 94-99.

Matlack GR, Schaub JR (2011) Long –term persistence and spatial assortment of nonnative plant species in second-growth forests. *Ecography* 34(4): 649-658.

Mony C, Koschnick TJ, Haller WT, Muller S (2007) Competition between two invasive Hydrocharitaceae (*Hydrilla verticillata* (Lf) (Royle) and *Egeria densa* (Planch)) as influenced by sediment fertility and season. *Aquatic Botany* 86: 236-242.

Olyarnik SV, Bracken MES, Byrnes JE, Hughes AR, Hultgren KM, Stachowicz JJ (2008) Ecological factors affecting community invisibility. In: Rilov G, Crooks JA (eds) Biological invasions of marine ecosystems: ecological, management and geographic perspectives. Springer, Heidelberg, Germany, pp 587-617.

Padial AA, Bini LM, Thomaz SM (2008) The study of aquatic macrophytes in Neotropics: a scientometrical view of the main trends and gaps. *Brazilian Journal of Biology* 68: 1051-1059.

Parker IM, Simberloff D, Lonsdale WM, Goodell K, Wonham M., Kareiva PM, Goldwasser L (1999) Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 1: 3-19.

Pendleton RM, Hoeinghaus DJ, Gomes LC, Agostinho AA (2014) Loss of rare fish species from tropical floodplain food webs affects community structure and ecosystem multifunctionality in a mesocosm experiment. *PlosOne* e84568.

Peterson D, Pivello VR (2006) Plantas invasoras: representatividade da pesquisa dos países tropicais no contexto mundial. *Natureza&Conservação* 6: 65-77.

Pieterse AH, Murphy KJ (1990) Aquatic weeds: the ecology and management nuisance aquatic vegetation. Oxford University Press, Oxford.

Pringle A, Wolfe B (2011) Mycorrhizae. In: Simberloff D, Rejmánek M (eds) Encyclopedia of biological invasions. University of California Press, Berkeley, USA, pp 468-471.

Puth LM, Post DM (2005) Studying invasion: have we missed the boat? *Ecology Letters* 8: 715-721.

Pyšek P, Richardson DM (2006) The biogeography of naturalization in alien plants. *Journal of Biogeography* 33: 2040-2050.

Pyšek P, Richardson DM, Pergl J, Jarošík V, Sixtová Z, Weber E (2008) Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 23:237-244.

Pyšek P, Jarošík V, Hulme PE, Pergl J, Hejda M, Schaffner U, Vilà M (2012) A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biology* 18: 1725-1737.

Qiu H, Chen Y (2009) Bibliometric analysis of biological invasions research during the period of 1991 to 2007. *Scientometrics* 3: 601-610.

Ricciardi A, Cohen J (2007) The invasiveness of an introduced species does not predict its impact. *Biological Invasions* 9: 309-315.

Richardson DM, Allsopp N, D'Antonio CM, Milton SJ, Rejmanek M (2000) Plant invasions—the role of mutualisms. *Biological Reviews* 75: 65-93.

Richardson DM, Pyšek P (2006) Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility. *Progress in Physical Geography* 30:409-431.

Richardson DM, Pyšek P (2008) Fifty years of invasion ecology – the legacy of Charles Elton. *Diversity and Distributions* 14:161-168.

Sala OE, Chapin FS, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, 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 Oecologica* 23: 137-154.

Sheldon SP, Creed RP (1995) Use of native insect as a biocontrol for an introduced weed. *Ecological Applications* 5: 1122-1132.

Simberloff D, Martin JL, Genovesi P, Maris V, Wardle DA, Aronson J, Courchamp F, Galil B, García-Berthou E, Pascal M, Pyšek P, Sousa R, Tabacchi E, Vilá M (2013) Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 58-66.

Sousa WTZ, Thomaz SM, Murphy KJ, Silveira MJ, Mormul RP (2009) Environmental predictors of the occurrence of exotic *Hydrilla verticillata* (Lf) Royle and native *Egeria najas* Planch. in a sub-tropical river floodplain: the Upper River Paraná, Brazil. *Hydrobiologia* 632: 65-78.

Sousa WTZ, Thomaz SM, Murphy KJ (2010) Response of native *Egeria najas* Planch. and invasive *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle to altered hydroecological regime in a subtropical river. *Aquatic Botany* 92: 40-48.

Steedman RJ, Whillans TH, Behn AP, Bray KE, Cullis KI, Holland MM, Stoddart SJ, White RJ (1996) Use of historical information for conservation and restoration of Great Lakes aquatic habitat. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 415-423.

Strayer DL (2010) Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology* 55: 152-174.

Taniguchi H, Nakano S, Tokeshi M (2003) Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology* 48: 718-728.

Theel HJ, Dibble ED, Madsen JD (2008) Differential influence of a monotypic and diverse native aquatic plant bed on a macroinvertebrate assemblage; an experimental implication of exotic plant induced habitat. *Hydrobiologia* 600: 77-87.

Thiébaud, G., 2011. Invasion success of non-indigenous aquatic and semi-aquatic plants in their native and introduced ranges. A comparison between their invasiveness in North America and in France. *Biological Invasion* 9: 1-12.

Thuiller W, Gallien L, Boulangeat I, De Bello F, Münkemüller T, Roquet C, Lavergne S (2010) Resolving Darwin's naturalization conundrum: a quest for evidence. *Diversity and Distributions* 16: 461-475.

van der Berg MS, Coops H, Noordhuis R, van Schie J, Simons J (1997) Macroinvertebrate communities in relation to submerged vegetation in two Chara-dominated lakes. *Hydrobiologia* 342: 143-150.

Wetzel RG (2001). *Limnology: Lake and river ecosystems*. Academic Press, San Diego. 1006p.

Wilson SJ, Ricciardi A (2009) Epiphytic macroinvertebrate communities on Eurasian watermilfoil (*Myriophyllum spicatum*) and native milfoils *Myriophyllum sibiricum* and *Myriophyllum alterniflorum* in eastern North America. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 66(1): 18-30.

Yarrow M; Marín V.H.; Finlayson M.; Tironi A.; Delgado L.E.; Fischer F. (2009) The ecology of *Egeria densa* Planchon (Liliopsida: Alismatales): A wetland ecosystem engineer? *Revista Chilena de Historia Natural* 82: 299-313.

Capítulo II - Crescimento de *Urochloa arrecta* influenciado pelo grau de sombreamento e concentrações de nutrientes

Manuscrito elaborado e formatado conforme as normas do Programa de Pós Graduação em Biologia Comparada.

Resumo

Zonas ripárias representam áreas com intensas trocas biológicas, físicas e químicas entre o ambiente terrestre e aquático. O sombreamento promovido pela vegetação ripária dos córregos inibe a colonização e o desenvolvimento de macrófitas. No presente estudo verificamos se ambientes degradados (sem vegetação ripária) são mais susceptíveis à presença de uma espécie de macrófita exótica. Para tanto, a capacidade de a Poaceae africana *Urochloaarrecta* se estabelecer em ambientes impactados é mais afetada pela redução da intensidade de luz (provocada pela presença de vegetação ripária) e/ou diferenças nas concentrações de nutrientes do sedimento. As coletas de sedimento foram realizadas em seis córregos, em locais colonizados pela espécie invasora *U. arrecta* e em locais colonizados por vegetação ripária e essa espécie era ausente. Em uma casa de vegetação, ambos os sedimentos coletados em campo foram submetidos a duas intensidades luminosas: pleno sol e 96% de sombra, simulando a média dos valores encontrados *in situ* sob a vegetação ripária. Dos propágulos submetidos ao sombreamento intenso, 50% não cresceram, enquanto quando submetido a pleno sol a espécie apresentou 100% de regeneração. Os propágulos desenvolveram mais biomassa e tiveram maior alongamento quando cresceram sob o sol, e os efeitos do sombreamento foram mais acentuados do que os efeitos da origem do sedimento.

Palavras chave: mata ciliar, conservação, plantas aquáticas.

Abstract

The riparian zones represent areas with intense biological, physical and chemical, exchanges between aquatic and terrestrial environment. The shading promoted by the riparian vegetation of the streams inhibits the colonization and development of macrophytes. In this study we verified if degraded environments (with or no riparian vegetation) are more susceptible to the presence of an exotic macrophytes. For that, the capacity of the africanPoaceae *Urochloa arrecta* to stablish in impacted environments is more affected by the reduction in the light intensity (caused by the presence of riparian vegetation) and/or differences in the concentrations of sediment nutrients. The sediment collects were realized in six streams, locals colonized by the invader specie *U. arrecta* where there was coverage by riparian vegetation and in places where there was no vegetation cover. In a vegetation house, both sediments collected in field were submitted to two luminous intensities: sun and 96% of shade, simulating the media of the values encountered *in situ* under the riparian vegetation. Of the propagules submitted to intense shadding, 50% did not grow, while 100% of the ones submitted to sun light presented full regeneration. The propagules developed more biomass and had more length when growing under the sun light, and the effects of the shade were more accentuated than the effects of the type of sediment.

Keywords: riparian vegetation, conservation, aquatic plants.

Introdução

A vegetação ripária exerce controle no funcionamento de ecossistemas lóticos, principalmente pela redução da radiação solar e, como consequência, limita a produtividade primária nos rios e de modo mais intenso nos córregos (BOSTON; HILL 1991; CUMMINS et al., 1995; BUNN et al., 1998). A sombra das árvores altera o microclima por modificar os parâmetros do balanço de radiação, resultando em redução da temperatura do ar, do solo, diminuindo a evapotranspiração e favorecendo uma maior umidade do solo (CARVALHO, 2001). O sombreamento promovido pela vegetação ripária dos córregos inibe o desenvolvimento de macrófitas, a ponto de se utilizar o replantio de árvores ribeirinhas como controle das macrófitas em sistemas lóticos (MADSEN; ADAMS, 1989; BUNN et al., 1998). Por outro lado, uma resposta comum perante a ausência de dossel sobre os córregos é o aumento da abundância de produtores primários incluindo macroalgas (SHEATH et al., 1986) e macrófitas aquáticas (MADSEN; ADAMS 1989; EVERITT; BURKHOLDER 1991; FLETCHER et al., 2000).

A redução do sombreamento pela mata ciliar nos córregos, muitas vezes, além de desencadear o aumento do crescimento de macrófitas aquáticas (BUNN et al., 1998) pode tornar essa região mais suscetível à invasão devido a frequentes distúrbios (HOBBS; HOUNNEKE 1992; RICHARDSON et al., 2007). O efeito da dispersão de espécies exóticas tem como resultado a perda de nativas, alterações na estrutura da comunidade e mudanças no funcionamento de ecossistemas (TOWNSEND 1996; LODGE et al., 1998; MACK et al., 2000).

Além do sombreamento, a qualidade do sedimento também influencia o crescimento de espécies de macrófitas. O aumento da disponibilidade de nutrientes, por exemplo, eleva o crescimento de plantas herbáceas (JOHNSON; OSTROFSKY 2004; ALI et al., 2011; PACIULLO et al., 2011). Entretanto, em alguns trabalhos foi demonstrado que em níveis moderados de sombreamento, o crescimento de algumas gramíneas pode ser até maior do que em pleno sol, devido ao aumento da disponibilidade de nitrogênio no solo nos ambientes sombreados (CARVALHO et al., 2002). Por outro lado, a presença de substâncias alelopáticas liberadas pelo folhígio de vegetação ripária pode deprimir o crescimento de espécies do sub-bosque (PEREZ-CORONA et al., 2013). Desta forma, o sucesso de plantas invasoras em zonas ripárias pode resultar do balanço entre a qualidade do solo e o sombreamento provocado pela

vegetação ripária. Ambos os fatores (qualidade do solo e/ou sombreamento) podem diferir em locais colonizados pela vegetação ripária, em comparação a locais onde essa vegetação foi extirpada.

No Brasil, a degradação de córregos é comumente observada nas regiões Sul e Sudeste, principalmente em função do avanço da agricultura e pecuária nas últimas décadas. Como resultado, houve uma supressão da vegetação nativa em vários locais, incluindo as florestas ripárias (SILVA et al., 2007; CASATTI et al., 2012). Essa degradação pode favorecer o estabelecimento de espécies exóticas que são menos susceptíveis aos distúrbios de natureza física (LOO et al., 2009). A Poaceae invasora *Urochloa arrecta*, por exemplo, é uma espécie aquática facilmente encontrada em ambientes degradados, provavelmente em função de sua alta capacidade de dispersão por meio de fragmentos (MICHELAN et al., 2010). Apresenta alta eficiência na utilização de recursos e rápido crescimento, o que lhe confere agressividade na colonização dos ambientes (DOMINGOS et al., 2011).

Visando verificar se ambientes degradados são mais susceptíveis à presença de espécies exóticas, investigamos o efeito da intensidade de radiação luminosa e da qualidade do solo sobre o sucesso de *U. arrecta*. Nossa primeira hipótese foi que o menor sucesso da invasora *U. arrecta* ocorre quando essa é exposta à intensidade de radiação solar semelhante à encontrada sob o dossel da vegetação ripária. Para a segunda hipótese seria de que a espécie invasora crescerá independente da origem do solo onde esta espécie se desenvolve (solo coletado sob a vegetação ripária e em local onde esta foi extirpada).

Materiais e Métodos

Área de estudo e dados obtidos *in situ*

O estudo foi conduzido com material coletado em seis córregos: I) S 23°24'08.2" W 051°56'20.2", II) S 23°57'13.3" W 051°53'44.9", III) S 23°56'39.0" W 051°56'36.7", IV) S 23°56'38.6" W 051°56'36.9", V) S 22°51'44.6" W 052°58'06.3", VI) S 22°45'08.3" W 053°06'52.2"), pertencentes à Bacia Ivaí e Paranapanema, localizados próximos à cidade de Maringá, região Noroeste do Paraná. Amostras de sedimento

foram coletadas em locais expostos ao sol, onde a vegetação arbórea havia sido excluída, em locais onde a vegetação ripária encontrava-se preservada.

Desenho experimental e tratamentos

O experimento foi realizado em casa de vegetação na Universidade Estadual de Maringá. A fim de verificar os efeitos da luminosidade e da origem do sedimento sobre o estabelecimento e desenvolvimento de *U. arrecta*, utilizamos intensidade luminosa e sedimentos encontrados em locais não colonizados pela vegetação ripária (expostos ao sol) e sedimento de locais colonizados por essa vegetação (expostos à sombra). Sendo assim, ambos os sedimentos coletados em campo foram submetidos a duas intensidades luminosas: pleno sol e 96% de sombra. Esse último valor simula o valor médio da intensidade de radiação solar encontrado sob o dossel da vegetação ripária, conforme medidas realizadas *in situ*. Assim, utilizamos quatro tratamentos: sedimento coletado no interior da vegetação ripária e exposição total ao sol (SVR-sol), sedimento coletado no interior da vegetação ripária e com 96% de sombreamento (SVR-som), sedimento coletado em regiões expostas e exposição total ao sol (SRE-sol) e sedimento coletado em regiões expostas e 96% de sombreamento (SRE-som).

O sedimento foi acondicionado em bandejas plásticas (15 x 15 x 7,5cm) e para a simulação de sombra foram utilizados quadrados de madeira (70 x 70 cm) cobertos com tela de polipropileno de cor preta – “sombrite”. Os propágulos foram retirados de maneira aleatória de bancos de *U. arrecta*, foram cortados fragmentos similares obtidos de porções saudáveis da planta, com média de 7 cm de comprimento, contendo dois nós. Em seguida, foram acondicionados nos recipientes que continham o sedimento, totalizando 6 réplicas. Os tratamentos foram dispostos de forma aleatória dentro da casa de vegetação por um período de 83 dias, sendo esse período suficiente para o estabelecimento de todos os propágulos.

Após o término do experimento a parte aérea foi medida em comprimento (cm). Em seguida, a biomassa de todas as partes aéreas (representando somente a biomassa produzida durante o experimento) e as raízes foram embaladas em folhas de jornal e secas na estufa a 60° C até peso constante. Do sedimento extraímos os teores totais de nitrogênio (N) e fósforo (P) foram extraídas por digestão ácida de ácido sulfúrico e leitura em espectrofotômetro de absorção atômica (Tedesco, 1995). O teor de matéria orgânica (MO) do sedimento foi determinado através da perda de peso por

ignição a seco, pela razão da massa inicial e final após a queima de 20 gramas da amostra em mufla a 560°C durante quatro horas (SOUSA et al., 2009).

Análise dos dados

Os valores de N, P e MO do sedimento foram comparados entre os tratamentos sol e sombreado por uma Análise de Variância uni-fatorial (ANOVA one-way) e foram calculadas utilizando o programa STATISTICA. Consideramos significativas as diferenças com $P < 0.05$. Os resultados de biomassa total, e comprimento do propágulo (cm) foram comparados com uma Análise de Variância com dois fatores (ANOVA two-way) para verificar se existe diferença significativa entre a origem do sedimento (coletado sob a vegetação ripária e em locais expostos), os níveis de sombreamento (exposição a pleno sol e exposição ao sombreamento) e a interação entre esses dois fatores. As variáveis respostas foram a biomassa total e comprimento das plantas. A ANOVA bi-fatorial e sua significância foram calculadas usando o programa R environment (R development Core Team 2008) com 10000 randomizações, sendo consideradas significativas as diferenças com $P < 0.05$.

Resultados

O valor médio de intensidade luminosa obtida em campo foi de 1.935 LUX (± 918.50 EP) abaixo da mata ciliar, e de 46.282 LUX (± 16449.47 EP) onde a macrófita aquática estava submetida a pleno sol, denotando uma redução de 96% de intensidade luminosa onde tinha presença de dossel formado pela vegetação ripária. Em relação aos nutrientes do sedimento – nitrogênio, fósforo e matéria orgânica – não houve diferença significativa entre os tratamentos. Os valores da análise de variância obtida quando o sedimento estava no banco de macrófita não diferiram dos valores encontrados quando o sedimento foi coletado abaixo da mata ciliar para nitrogênio (ANOVA, $F_{1,10}=0,095$, $p=0,76$), fósforo (ANOVA, $F_{1,10}=0,45$, $p=0,51$) e matéria orgânica (ANOVA, $F_{1,10}=0,69$, $p=0,42$).

Os resultados mostraram que 100% dos propágulos expostos a pleno sol (12 microcosmos) brotaram, independentemente da origem do sedimento (coletado sob vegetação ou em áreas desprovidas dela) enquanto, 50% dos propágulos submetidos ao

sombreamento não brotaram. Para a biomassa total (Fig. 1A) houve efeito significativo da origem do sedimento, do grau de sombreamento e da interação entre ambos (Tabela 1). Os efeitos do sombreamento foram muito mais pronunciados do que os efeitos do sedimento, cujo valor de significância foi marginal (Tabela 1).

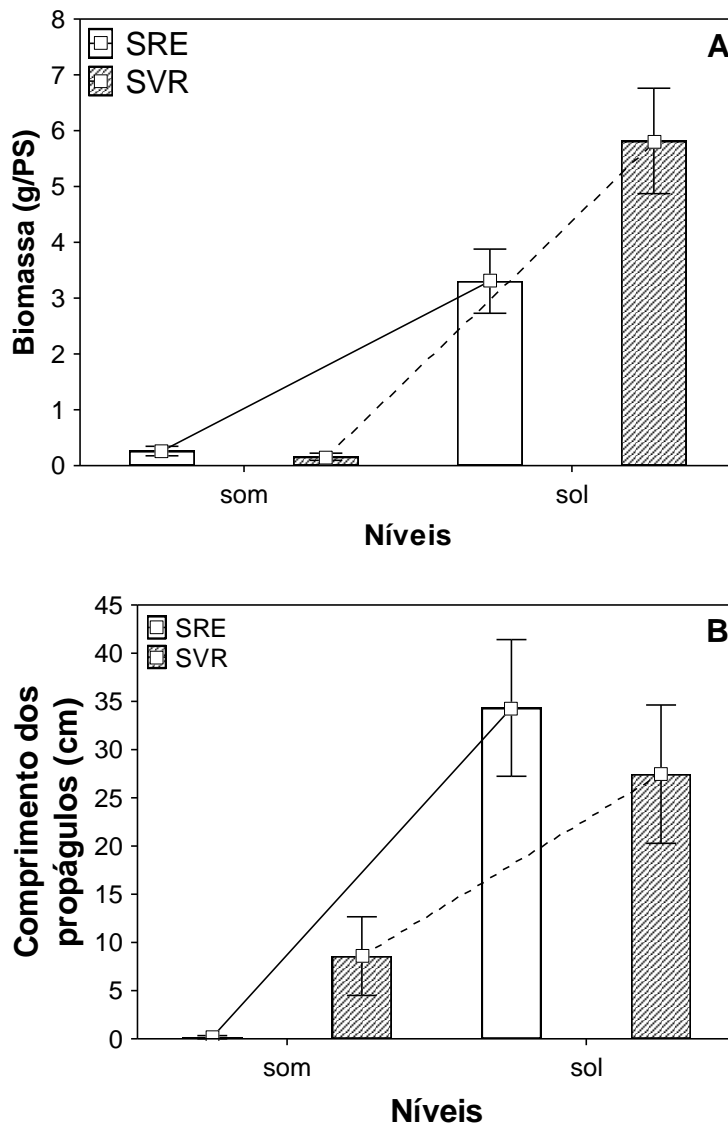


Fig. 1A, B = Biomassa e comprimento de *U. arrecta*. Níveis: som (tratamento submetido a 96% sombreamento) e sol (submetido a pleno sol), SVR=sedimento coletado no interior da vegetação ripária e SRE= sedimento coletado em regiões expostas ao sol.

O comprimento das plantas que cresceram sob sol foi significativamente maior do que os que cresceram sob o regime de sombreamento (Tabela 1), sendo que o valor máximo de comprimento do propágulo encontrado no sol foi de 66,16 cm e o mínimo 10,5 cm. Para os microcosmos sombreados o maior valor foi de 23 cm e zero o menor (Fig. 1B). Não houve efeito significativo da origem do sedimento, nem da interação origem do sedimento versus grau de sombreamento.

Tabela 1. Análise de Variância com dois fatores (ANOVA two-way) para verificar se existe diferença significativa entre a origem do sedimento (coletado na sombra e sol) e com a presença ou ausência de incidência luminosa (sol e sombra), para as variáveis respostas: biomassa (g/PS) e comprimento (cm).

Tratamentos	g.l.	Biomassa (g/PS)		Comprimento(cm)	
		F	P	F	P
Origem do sedimento	1	5,03	0,041*	0,02	0,902
Grau de sombreamento	1	53,98	0,001*	23,74	0,001*
Sedimento X Sombreamento	1	5,76	0,036*	1,97	0,166

Discussão

Os valores encontrados nos tratamentos submetidos ao sombreamento evidenciaram uma supressão do crescimento desta espécie de Poaceae, evidenciando também que níveis de sombreamento providos pela vegetação ripária são suficientes para reduzir (e quase suprimir) a invasão. Os resultados obtidos na casa de vegetação corroboram os dados observados em campo em outros estudos (p. ex., CARNIATTO et al., 2013; FERNANDES et al., 2013), isto é, a gramínea invasora estudada apresenta elevada biomassa quando se desenvolve sob alta incidência luminosa.

Os valores de biomassa total foram influenciados tanto pela origem do sedimento (isto é, se foram provenientes da região colonizada pela vegetação ripária ou não), quanto pelo grau de sombreamento. Esses dados corroboram o que se observa em campo, onde abaixo da vegetação ripária não foi encontrada *U. arrecta* (THOMAZ et al., 2012). Houve um maior crescimento quando as plantas encontravam-se em pleno sol e no substrato proveniente do solo com presença de vegetação. Esse resultado é surpreendente, pois as concentrações de N, P e MO do sedimento não diferiram entre os tratamentos. Assim, outras variáveis não medidas no presente estudo, como, por exemplo a presença de outros nutrientes limitantes como o cálcio (MARTINA; VON ENDE, 2008) e magnésio (WANG et al., 1996), podem ser as responsáveis por essas diferenças. No entanto, deve-se enfatizar que o efeito do sombreamento foi muito mais pronunciado do que a origem do sedimento.

As plantas, de modo geral, respondem às condições de estresse por meio de redução na taxa de crescimento e alocação de nutrientes para diminuir a limitação do crescimento causada por um determinado fator (GOBBI et al., 2000). O comprimento da Poaceae foi influenciado exclusivamente pelos níveis de radiação solar e o alongamento foi maior nos tratamentos expostos ao sol. Em geral, plantas expostas a sombreamento se alongam mais, pois nessas condições elas priorizam a formação de estruturas em busca de maiores níveis de radiação solar (RAVEN et al., 2001; PERI et al., 2007). Porém, o nível de sombreamento que simula o que ocorre sob o dossel da vegetação ripária foi forte o suficiente para que o alongamento das poucas plantas que brotaram nesse tratamento não se alongasse mais do que as expostas ao sol.

Os potenciais efeitos das invasões por macrófitas já foram relativamente bem descritos em outros continentes (e.g. BARRAT-SEGRETAIN, 2001; FINLAYSON, 2005; ALI; SOLTAN, 2006; MONY et al., 2007). Além disso, com a espécie *U. arrecta* já foi demonstrado em estudos recentes seu impacto negativo na diversidade de espécies nativas, pelo menos em pequena escala (MICHELAN et al., 2010; FERNANDES et al., 2013). O impacto de *U. arrecta* em um ambiente pode acarretar perda de diversidade em assembléias adjacentes visto que essa espécie se torna dominante no ambiente. De modo geral, quando existe uma diminuição na heterogeneidade da estruturação e da arquitetura do ambiente, existe também diminuição de diversidade de outras assembléias associadas as macrófitas como, por exemplo, de macroinvertebrados (WALKER et al., 2013 e outras referências contidas no trabalho) e peixes (PELICICE et al., 2008) em ambientes aquáticos continentais. Há um consenso que a melhor maneira de se evitar os impactos negativos de espécies não-nativas, é prevenir a sua introdução mesmo na ausência de evidências negativas decorrentes de uma introdução; a prevenção deve ser preponderada, basicamente devido as dificuldades e custos associados à remoção de uma espécie indesejável. Em congruência com nossos resultados, tem sido demonstrado que o sombreamento pela vegetação ripária controla plantas aquáticas invasoras de modo mais econômico e ecologicamente correto quando comparado com os outros tipos de controle que seriam o químico ou mecânico (BUNN et al., 1998). Além disso, sabe-se que a zona ripária representa uma área de muitas interações biológicas, químicas e físicas entre o ecossistema terrestre e aquático (PUSEY; ARTHINGTON, 2003; ALI et al., 2011). Essa forte interação ecológica ajuda a estruturação do habitat que é mais diversa em locais onde a vegetação ripária está presente (BELTRÃO, 2009; ALI et al., 2011; CLAESON; BISSON 2013).

Em conclusão, nossa pesquisa indica que os níveis de sombreamento fornecidos pela presença de vegetação ripária encontrada em córregos de uma região subtropical brasileira são suficientes para limitar a invasão por *U. arrecta*. Ao mesmo tempo, a regeneração e crescimento dos propágulos dessa espécie foram maiores em pleno sol, independentemente do tipo de sedimento, evidenciando que locais desprovidos de vegetação e submetidos a distúrbios apresentam elevado potencial de serem invadidos. Ressaltamos, porém, que nossos dados foram obtidos em escalas espaciais pequenas e, assim, análises em grandes escalas e em conjunto com experimentos ainda são necessárias. No entanto, devido ao grande potencial invasor de *U. arrecta* e a perda da diversidade de macrófitas nos ambientes que essa espécie invade, o restabelecimento da vegetação ripária pode ser uma forma eficiente de manejo em ecossistemas aquáticos, como os córregos que investigamos.

Referências

ALI, M.M.; SOLTAN, M.A. Expansion of *Myriophyllumspicatum* (Eurasian water milfoil) into Lake Nasser, Egypt: invasive capacity and habitat stability. **Aquatic Botany**. V. 84, p.239-244, 2006.

ALI, M. M.; HASSAN, S. A.; SHAHEEN, A.S.M. Impact of riparian trees shade on aquatic plant abundance in conservation islands. **ActaBotanicaCroatica**, v. 70, n. 2, p. 245-258, 2011.

BARRAT-SEGRETAIN M.H. Invasive species in the Rhône River floodplain (France): replacement of *Elodea Canadensis* Michaux by *Elodea nutallii* St John in two former river channels. **ArchivfürHydrobiologie**, v. 152, p. 237-251, 2011.

BELTRÃO,G.B.M.; MEDEIROS,E.S.F.; RAMOS, R.T.C. Effects of riparian vegetation removal on the structure of the marginal aquatic habitat and the associated fish fauna in a tropical Brazilian reservoir. **Biota Neotropica**, v. 9, n. 4, p. 37-44, 2009.

BOSTON, H.L.; HILL, W.R. Photosynthesis-light relations of stream periphyton communities. **Limnology and Oceanography**, v. 36, p. 644-656, 1991.

BUNN, S. E.; DAVIES, P. M.; KELLAWAY, D. M.; PROSSER, I.P. Influence of invasive macrophytes on channel morphology and hydrology in an open tropical lowland stream, and potential control by riparian shading. **Freshwater Biology**, v. 39, p. 171-178, 1998.

CARNIATTO, N.; THOMAZ, S. M.; CUNHA, E. R.; FUGI, R.; OTA, R. R. Effects of an Invasive Alien Poaceae on Aquatic Macrophytes and Fish Communities in a Neotropical Reservoir. **Biotropica**, v. 45(6), 747-754, 2013.

CARVALHO, M.M. Contribuição dos sistemas silvipastoris para a sustentabilidade da atividade leiteira. In: SIMPÓSIO SOBRE SUSTENTABILIDADE DE SISTEMAS DE PRODUÇÃO DE LEITE A PASTO E EM CONFINAMENTO, 1, 2001, Juiz de Fora. Anais. Juiz de Fora: Embrapa Gado de Leite, 2001. p.85-108.

CARVALHO, M.M.; FREITAS, V.P.; XAVIER, D.F. Início do florescimento, produção e valor nutritivo de gramíneas forrageiras tropicais sob condição de sombreamento natural. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.37, n.5, p.717-722, 2002.

CASATTI, L.; TERESA, F. B.; GONÇALVES-SOUZA, T.; BESSA, E.; MANZOTTI, A. R.; GONÇALVES, C. D. S.; ZENI, J. D. O. From forest to cattail: how does the riparian zone influence stream fish? **Neotropical Ichthyology**, v. 10, n. 1, p. 205-214, 2012.

CLAESON, S. M.; BISSON, P. A. Passive Reestablishment of Riparian Vegetation Following Removal of Invasive Knotweed (Polygonum). **Invasive Plant Science and Management**, v. 6, n. 2, p. 208-218, 2013.

CUMMINS, K.W.; CUSHING, C.E.; MINSHALL, G.W (1995) Introduction: An overview of stream ecosystems. River and Stream Ecosystems (eds C.E. Cushing, K.W. Cummins and G.W. Minshall), Ecosystems of the World 22. Elsevier, Amsterdam, 1995. p.1-80.

DOMINGOS, V. D.; MARTINS, D.; COSTA, N. V.; MARCHI, S. R.; RODRIGUES-COSTA, A. C. Allocation of *Brachiariasubquadripara* biomass under different concentrations of N, P and K. *PlantaDaninha*, v. 29, n.1, p. 25-36, 2011.

EVERITT, D.T.; BURKHOLDER, J.M. Seasonal dynamics of macrophyte communities from a stream flowing over granite flatrock in North Carolina, USA. **Hydrobiologia**, v. 222, p. 159 – 172, 1991.

FERNANDES, L. F. G.; TEIXEIRA, M. C.; THOMAZ, S. M. Diversity and biomass of native macrophytes are negatively related to dominance of an invasive Poaceae in Brazilian sub-tropical streams. **ActaLimnologicaBrasiliensia**, v. 25, n. 2, p. 202-209, 2013.

FINLAYSON, C.M. Plant ecology of Australia's tropical floodplain wetlands: a review. *Annals of Botany*, v. 96, p. 541–555, 2005.

FLETCHER, D.E.; WILKINS, S.D.; MCARTHUR, J.V.; MEFFE, G.K. Influence of riparian alteration on canopy coverage and macrophyte abundance in Southeastern USA blackwater streams. **EcologicalEngineering**, v. 15, p. S67-S78, 2000.

GOBBI, K. F.; GARCIA, R.; GARCEZ NETO, A. F.; PEREIRA, O. G., VENTRELLA, M. C.; ROCHA, G. C. Características morfológicas, estruturais e produtividade do capim-braquiária e do amendoim forrageiro submetidos ao sombreamento. **RevistaBrasileira de Zootecnia**, v. 38(9), p. 1645-1654, 2009.

GORMALLY, C. L.; DONOVAN, L. A. Responses of *Uniolapaniculata* L.(Poaceae), an essential dune-building grass, to complex changing environmental gradients on the coastal dunes. **Estuaries and coasts**, v. 33(5), p. 1237-1246, 2010.

HOBBS, R. J.; HUENNEKE, L. F. Disturbance, diversity and invasion: implications for conservation. **Conservation Biology**, v. 6, p. 324–337,1992.

JOHNSON,R.K.; OSTROFSKY, M. L. Effects of sediment nutrients and depth on small-scale spatial heterogeneity of submersed macrophyte communities in Lake Plea-

sant, Pennsylvania. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v.61, p. 1493–1502, 2004.

LODGE, D. M.; STEIN, R. A.; BROWN, K. M.; COVICH, A. P.; BRONNMARK, C.; GARVEY, J.E.; KLOSIEWSKI, S.P. Predicting impact of freshwater exotic species on native biodiversity: challenges in spatial scaling. **Australian Journal of Ecology**, v. 23, p. 53–67, 1998.

LOO, S. E.; MAC NALLY, R.; O'DOWD, D. J.; LAKE, P. S. Secondary invasions: implications of riparian restoration for in-stream invasion by an aquatic grass. **Restoration Ecology**, v.17, n.3, p. 378-385, 2009.

MACK, R. N.; SIMBERLOFF, D.; LONSDALE, W. M.; EVANS, H.; CLOUT M.; BAZZAZ, F. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. **Issues in Ecology**, v.5, p. 1-22, 2000.

MADSEN, J.D.; ADAMS, M.S. Distribution of submerged aquatic macrophyte biomass in a eutrophic stream, Badfish creek: the effect of environment. **Hydrobiologia**, v. 171, p. 111-119, 1989.

MARTINA, J. P.; VON ENDE, C. N. Correlation of soil nutrient characteristics and reed canarygrass (*Phalaris arundinacea*: Poaceae) abundance in northern Illinois (USA). **The American Midland Naturalist**, v. 160(2), 430-437, 2008.

MICHELAN, T. S.; THOMAZ, S.; MORMUL, R. P.; CARVALHO, P. Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. **Freshwater Biology**, v. 55, n. 6, p. 1315-1326, 2010.

MONY, C.; KOSCHNICK, T.J.; HALLER, W.T.; MULLER, S. Competition between two invasive Hydrocharitaceae (*Hydrilla verticillata* (L.f.) (Royle) and *Egeria densa* (Planch)) as influenced by sediment fertility and season. **Aquatic Botany**, v. 86, p. 236–242, 2007.

PACIULLO, D. S. C.; FERNANDES, P. B.; GOMIDE, C. A. D. M.; CASTRO, C. R. T. D.; SOBRINHO, F. D. S.; CARVALHO, C. A. B. D. The growth dynamics in *Brachiaria* species according to nitrogen dose and shade. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 40, n. 2, p. 270-276, 2011.

PELICICE F.M.; THOMAZ S.M.; AGOSTINHO A.A. Simple relationships to predict attributes of fish assemblages in patches of submerged macrophytes. **Neotropical Ichthyology**, v. 6, p. 543–550, 2008.

PÉREZ-CORONA, M. E., DE LAS HERAS, P.; VÁZQUEZ DE ALDANA, B. R. (2013). Allelopathic potential of invasive *Ulmuspumila* on understory plant species. **Allelopathy Journal**, v.32, p.101-111,2013.

PERI, P.L.; LUCAS, R.J.; MOOT, D.J. Dry matter production, morphology and nutritive value of *Dactylisglomerata* growing under different light regimes. **Agroforestry Systems**, v.70, p.63-79, 2007.

PUSEY, B.J.; ARTHINGTON, A. H. Importance of the riparian zone to the conservation and management of freshwater fish: a review. **Marine and Freshwater Researches**, v. 54, p. 1-16, 2003.

RAVEN, P. H.; EVERT, R.F.; EICHHORN, S.E. *Biologiageral*. 6^aed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2001. 906p.

RICHARDSON, D.; HOLMES, P.; ESLER, K.; GALATOWITSCH S.; STROMBERG, J.; KIRKMAN, S.; PYSEK, P.; HOBBS, R.J. Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. **Diversity and Distributions**, v.13, p. 126–139, 2007.

SHEATH, R.G.; BURKHOLDER, J.M.; MORISON, M.O.; STEINMAN, A.D.; VANALSTYNE, K.L. Effect of tree canopy removal by gypsy moth larvae on the macroalgae of a Rhode Island headwater stream. **Journal of phycology**, v. 22, n. 4, p. 567-570, 1986.

SILVA, A. M.; CASATTI, L.; ALVARES, C. A.; LEITE, A. M.; MARTINELLI, L. A.; DURRANT S. F. Soil loss and habitat quality in streams of a meso-scale river basin. **ScientiaAgricola**, v. 64, n. 4, p. 336-343, 2007.

SOUSA, W. T. Z.; THOMAZ, S. M.; MURPHY, K. J.; SILVEIRA, M. J.; MORMUL, R. P. Environmental predictors of the occurrence of exotic *Hydrillaverticillata* (Lf) Royle and native *Egerianajas* Planch. in a sub-tropical river floodplain: the Upper River Paraná, Brazil. **Hydrobiologia**, v. 632, p. 65-78, 2009.

TEDESCO, M. J.; GIANELLO, C.; BISSANI, C. A.; BOHNEN, H; VOLKWEISS, S. J. (1995). **Análises de solo, plantas e outros materiais** (Vol. 2, p. 147). Porto Alegre, Brazil (in Portuguese): Ufrgs.

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**, v. 74, n. 4, p. 809-815, 2012.

TOWNSEND, C. R. Invasion biology and ecological impacts of brown trout *Salmotruttain* New Zealand. **Biological Conservation**, v. 78, n. 1, p. 13-22, 1996.

WALKER, P. D.; WIJNHOFEN, S.; VAN DER VELDE, G. Macrophyte presence and growth form influence macroinvertebrate community structure. **Aquatic Botany**, v. 104, p. 80-87, 2013.

WANG, M. Y.; SIDDIQI, M. Y.; GLASS, A. D. M. Interactions between K⁺ and NH₄⁺: effects on ion uptake by rice roots. **Plant, Cell&Environment**, v.19(9), 1037-1046, 1996.

**CAPÍTULO III - O sombreamento pela vegetação ripária e a
competição com herbáceas nativas reduzem a invasão de córregos por
uma Poaceae africana**

Artigo elaborado e formatado conforme as
normas para publicação científica no
periódico *Natureza & Conservação*.

Resumo

A vegetação ripária é a interface entre os ecossistemas aquáticos e terrestres. Neste trabalho, vamos avaliar o impacto da ausência do sombreamento que a vegetação ripária exerce sobre a invasão de uma espécie exótica altamente invasora de macrófita, *Urochloa arrecta*. Testamos duas hipóteses, relativas a diferentes cenários: i) em locais onde as espécies nativas e invasora já estão estabelecidas e começa a haver sombreamento (simulando o crescimento da mata ciliar), o desenvolvimento da espécie invasora será menor que o das nativas. ii) locais onde já existem espécies nativas estabelecidas e começa a haver o sombreamento, os propágulos da invasora que chegam ao novo local têm menor probabilidade de estabelecimento (maior mortalidade) e/ou menor desenvolvimento em lugares com alto sombreamento (hipótese da resistência biótica). Para tanto, os propágulos da espécie exótica e duas espécies nativas, foram colocados em bandejas plásticas, e individualmente cobertos com diferentes telas de polipropileno de cor preta (“sombrite”), na qual representaram quatro tipos de sombreamento, que seriam de 30%, 60%, 80%, 90%, e o controle (0%), este último representando o tratamento totalmente exposto ao sol. A primeira hipótese foi aceita parcialmente, já que a espécie invasora resistiu aos menores níveis de sombreamento (até 60%) mais do que as espécies nativas. A segunda hipótese não foi rejeitada pois nos tratamentos com espécies nativas estabelecidas (resistência biótica), ao serem sombreadas, os propágulos da invasora introduzidos mostraram menor probabilidade de estabelecimento/desenvolvimento. Sendo assim, o processo de invasão variou de acordo com múltiplos fatores, que foram a característica da espécie invasora (por exemplo, rápido potencial de crescimento), característica do sistema invadido (manipulado pelo sombreamento) e as interações com as espécies nativas presentes no ecossistema.

Palavras-chave: experimento, espécie exótica, mata ciliar.

Abstract

The riparian vegetation is the interface between the aquatic and terrestrial ecosystems. In this work, we will evaluate the impact of the absence of shade that the riparian vegetation implies under the invasion of a highly invasive exotic species of macrophyte *Urochloa arrecta*. Two hypothesis were tested, relatively to different scenarios: i) In locals where native and invasive species are already established and the shading begins (simulating the growth in the riparian vegetation), the development of the invasive specie will be minor than the native ones; ii) Locals where there are already native species established and the shading begins, the propagules of the invader that reach the new place has less probability of establishment (greater mortality) and/or minor development in places with high shade. For that, the propagules of the exotic species and two native species were put in plastic trays and individually covered with different screens of black polipropilen (“sombrite”), in which represented four types of shade, that would be 30%, 60%, 80%, 90% and the control (0%), the last one representing the treatment totally exposed to sun. The first hypothesis was partially accepted, since the invasive species resisted to the minor levels of shade (even 60%) more than the native species. The second hypothesis was not rejected because in the treatments with native species established (biotic resistance), when submitted to shade, the propagules of the invasive that were introduced showed less probability of establishment/development. Thus, the invasion process has varied according to multiple factors, which were the characteristics of the invasive species (for instance: quick growth potential), characteristics of the invaded system (manipulated by the shade), and the interactions with the native species presented in the ecosystem.

Key words: experiment, exotic species, riparian vegetation.

Introdução

A vegetação ripária coloniza a interface entre os ecossistemas aquáticos e terrestres. Sua presença influencia diversas funções ecológicas, principalmente nos habitats aquáticos, como fornecimento de alimento, visto que folhas e ramos provenientes da mata ciliar servem como substrato para o desenvolvimento de microrganismos que são o alimento para invertebrados e peixes (Pusey&Arthington, 2003). Além disso, regula a temperatura da água via evapotranspiração e sombreamento, controlando, assim, a concentração de nutrientes e/ou estabilização das margens (Hood &Naiman, 2000; Richardson et al., 2007). Como resultado, a vegetação ripária influencia a distribuição e abundância de plantas aquáticas (Thouvenot et al., 2013).

No caso especial do sombreamento, estudos recentes demonstraram que espécies de Poaceae, quando submetidas a pouca exposição solar, priorizam a formação de área foliar e maior alongamento foliar (de Castro et al., 1999). O sombreamento decorrente da vegetação arbórea representa, assim, um “filtro ambiental” de invasões de plantas exóticas e pode limitar o seu crescimento. A esse filtro ambiental, sobrepõe-se interações competitivas entre espécies nativas e exóticas, sendo que a habilidade de espécies exóticas em se estabelecerem e dispersarem está relacionada com sua habilidade competitiva em suprimir as espécies residentes (Levine et al., 2004).

O maior número de espécies de um sistema ripário deveria reduzir a susceptibilidade de um habitat a ser invadido, já que as comunidades compostas de muitas espécies que interagem fortemente limitariam as possibilidades de invasão das espécies semelhantes (Elton 1958; Seabloom et al., 2003; Levine et al., 2004). As espécies invasoras com efeitos importantes sobre a composição da comunidade e processos ecossistêmicos, muitas vezes, parecem ter características que são quantitativamente diferentes das espécies residentes, incluindo novos mutualismos (Vitousek et al., 1987), compostos alelopáticos (Callaway&Ridenour, 2004) ou o estabelecimento de novos distúrbios de regime (D’Antonio&Vitousek, 1992; Reinhart et al., 2006).

Algumas macrófitas têm adaptações para se reproduzir e crescer rapidamente, sendo capazes de se tornarem potenciais invasoras (Santamaria 2002). Assim, elas podem comprometer a biodiversidade e os processos ecossistêmicos em ambientes aquáticos lóticos e lênticos (Bunn et al., 1998). Uma espécie com alto potencial invasor

é a *Urochloa arrecta*, identificada em estudos anteriores como *Urochloa subquadripara* (Trin.) R.D. Webster [syn. *Brachiaria subquadripara* (Trin.) Hitchc., *Brachiaria arrecta* (Hack.) Stent.], pertencente à família Poaceae, nativa da África. Seu alto potencial invasor faz com que essa espécie, quando estabelecida no novo habitat, tenha uma elevada produção de biomassa, e ela acaba afetando a riqueza e composição de espécies nativas (Michelan et al., 2010; Fernandes et al., 2013).

Para a ecologia de invasões, existem duas questões centrais que devem ser consideradas: 1) determinar os habitats mais susceptíveis a serem invadidos por plantas exóticas e 2) como elas impactam a comunidade nativa (Kolar&Lodge 2001; Flory et al., 2007). Entender a influência de vegetação ripária sobre a comunidade de macrófitas aquáticas pode auxiliar na compreensão da invasão de espécies exóticas em habitats ripários. Apesar de ter um papel importante para os ecossistemas aquáticos e terrestres, as formações ripárias não foram poupadas da exploração neste século. A degradação ambiental compromete a diversidade e pode afetar a dinâmica dos ecossistemas, pois pode dar oportunidade para o estabelecimento de espécies exóticas invasoras. A forma como isso ocorre é diminuindo a competição entre as espécies e aumentando a disponibilidade de recursos. A inadequação e a incoerência das políticas públicas têm resultado na eliminação e consequente fragmentação dessas formações ao longo do tempo, com publicações de leis que não favorecem a sua preservação.

Neste trabalho vamos levar em consideração o efeito do sombreamento da vegetação ripária e sua interação com a resistência biótica oferecida por plantas herbáceas sobre a suscetibilidade de invasão por uma espécie exótica altamente invasora de macrófita, *U. arrecta*. Testamos duas hipóteses, relativas a diferentes cenários: 1 – Em locais onde as espécies nativas e invasora já estão estabelecidas e começa a haver sombreamento (simulando o crescimento da mata ciliar), o desenvolvimento da espécie invasora será menor que o das herbáceas nativas; 2- Em locais onde já existem espécies nativas estabelecidas e começa haver o sombreamento, os propágulos da invasora que chegam ao novo local têm menor probabilidade de estabelecimento (maior mortalidade) e menor desenvolvimento em decorrência da interação entre resistência abiótica (sombreamento) e a resistência biótica (competição com plantas nativas).

Materiais e métodos

Para testar as hipóteses, foram realizados dois experimentos independentes em uma casa de vegetação na Universidade Estadual de Maringá. Nos dois experimentos foram utilizados propágulos de três espécies de gramíneas, sendo duas espécies nativas (*Panicum pernambucense* e *Leersia hexandra*) e uma exótica invasora (*Urochloa arrecta*). Os propágulos de cada espécie tinham aproximadamente 7 cm de comprimento e contendo dois nós, foram retirados de maneira aleatória de populações de cada espécie. Eles foram colocados em bandejas plásticas (15 x 15 x 7,5cm), e individualmente cobertos com diferentes telas de polipropileno de cor preta (“sombrite”), na qual representaram quatro tipos de sombreamento que seriam de 30%, 60%, 80%, 90% e o controle (0%). Esses níveis foram escolhidos representando diferentes graus de desenvolvimento da vegetação ripária, sendo o de 90% próximo ao desenvolvimento máximo e 0% o tratamento totalmente exposto ao sol, simulando ausência da vegetação ripária (dados obtidos *in situ*).

Para cada tratamento tivemos 8 réplicas, totalizando 80 microcosmos. O solo utilizado foi semelhante em todos os microcosmos. O controle das intensidades luminosas foi medido utilizando o luxímetro digital modelo LD-209. O experimento durou 60 dias (representando a fase de estabelecimento) para os dois cenários. As espécies foram retiradas das bandejas plásticas, lavadas e colocadas para secar em estufa de 60°C até atingir o peso seco constante. Utilizamos as medidas de biomassa e comprimento para testar nossas hipóteses.

Cenário 1: Um propágulo de cada espécie foi acondicionado em cada uma das bandejas durante 30 dias para se estabelecer. Após esse período, as bandejas foram individualmente cobertas com as diferentes intensidades (Figura 1). A partir desse momento as espécies foram deixadas por mais 30 dias, período necessário para averiguar o efeito do sombreamento sobre o crescimento das espécies. Esse experimento simula uma situação na qual todas as espécies iniciam o crescimento simultaneamente, diante de vários níveis de sombreamento provocado pela presença de vegetação ripária.

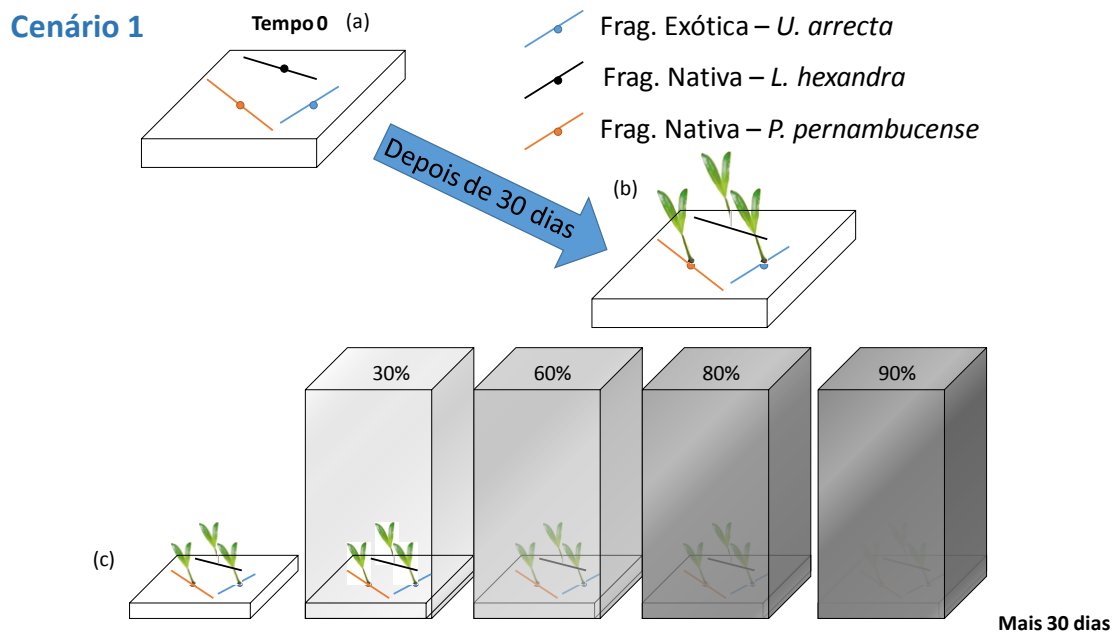


Figura 1- No tempo 0 (a) foram colocados três propágulos, cada um de uma espécie estudada, e depois disso, por um período de 30 dias, todas as bandejas ficaram expostas ao sol (sem o efeito da sombra). Passado esses 30 dias, os propágulos estavam estabelecidos (b) e os tratamentos (0%, 30%, 60%, 80% e 90% de redução de luminosidade) foram adicionados sobre eles (c) para testar o efeito da sombra sobre as espécies nativas e não nativas já estabelecidas.

Cenário 2: Um propágulo das duas espécies nativas (*P. pernambucense* e *L. hexandra*) foi acondicionado em cada bandeja, nos mesmos 30 dias de estabelecimento do cenário 1. Após esse período, quando as espécies nativas estavam estabelecidas, adicionamos os propágulos da exótica *U. arrecta*, e sombreamos todos os tratamentos. Da mesma forma que no Cenário 1, as espécies ficaram por 30 dias crescendo. Esse cenário representa uma situação na qual as espécies nativas já haviam crescido, e então a vegetação ripária foi restabelecida, sendo que os diferentes níveis de sombreamento representam diferentes estágios sucessionais da vegetação ripária.

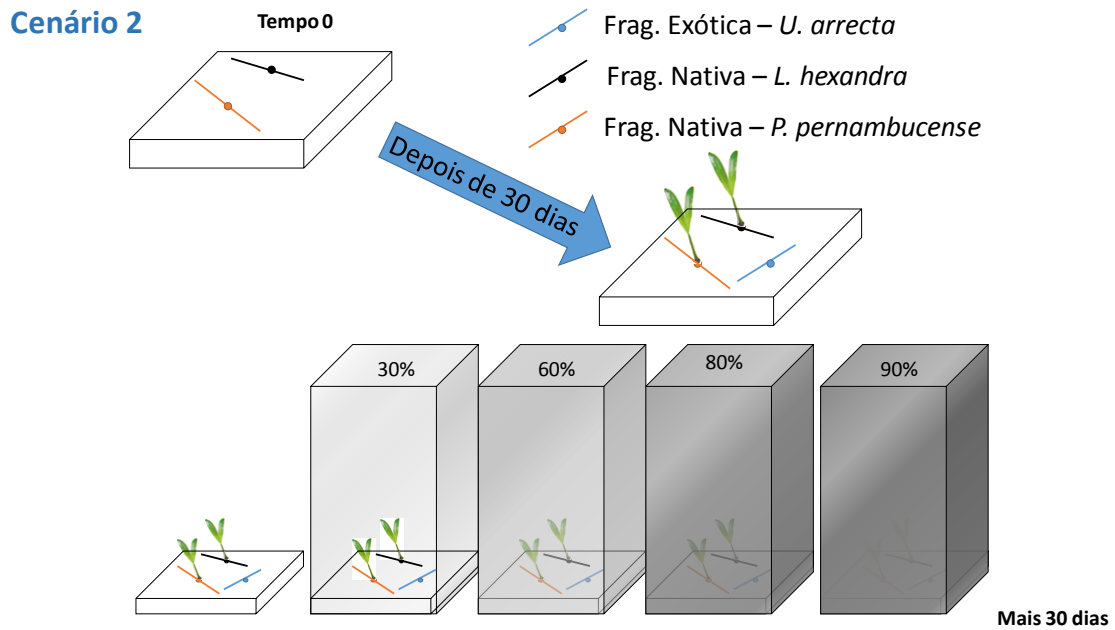


Figura 2- No tempo 0 (a) foram colocados dois propágulos, cada um de uma espécie nativa, e depois disso, por um período de 30 dias, todas as bandejas ficaram expostas ao sol (sem o efeito da sombra). Após esses 30 dias, os propágulos estavam estabelecidos (b) e os propágulos de espécie exótica e os tratamentos (0%, 30%, 60%, 80% e 90% de redução de luminosidade) foram adicionados sobre eles (c) para testar o efeito da sombra sobre as espécies nativas já estabelecidas e as não nativas já estabelecidas.

Análise estatística

Foi aplicada uma Análise de Variância com dois fatores (ANOVA two-way) para verificar se existe diferença significativa entre o desempenho das espécies nativas e invasora (variáveis respostas: comprimento e biomassa) e/com o aumento de sombreamento. A ANOVA two-way e sua significância foram calculadas usando o programa R environment (R development Core Team 2008) com 10000 randomizações, foram consideradas significativas as diferenças com $P < 0,05$.

Resultados

Cenário 1

Para o comprimento dos propágulos, houve efeito significativo do grau de sombreamento e das espécies. A interação entre esses fatores não foi significativa, indicando uma redução semelhante do alongamento das três espécies com o aumento do nível de sombreamento (Tabela 1). No cenário 1, o comprimento do propágulo (cm) da exótica foi maior do que das espécies nativas quando totalmente expostas ao sol. Entretanto, ao diminuir o gradiente de luminosidade, esse padrão se modificou e as

espécies tiveram um comprimento semelhante quando submetidas ao sombreamento de 90% (Figura 3A). A redução do crescimento em comprimento da espécie exótica foi maior entre os valores 60-80%, tratamento no qual as espécies nativas ainda cresceram em altura.

Para a biomassa, também ficou evidenciada a ação do sombreamento no crescimento, pois houve efeito significativo dessa variável, assim como o efeito das espécies (Tabela 01). Os valores de biomassa foram influenciados pela diminuição da incidência solar ($F=13,11$; $p<0,001$ ou Tabela 1), principalmente a partir do sombreamento de 60%, sendo que todas as espécies apresentaram baixa performance quando o sombreamento foi de 90% (Figura 3B).

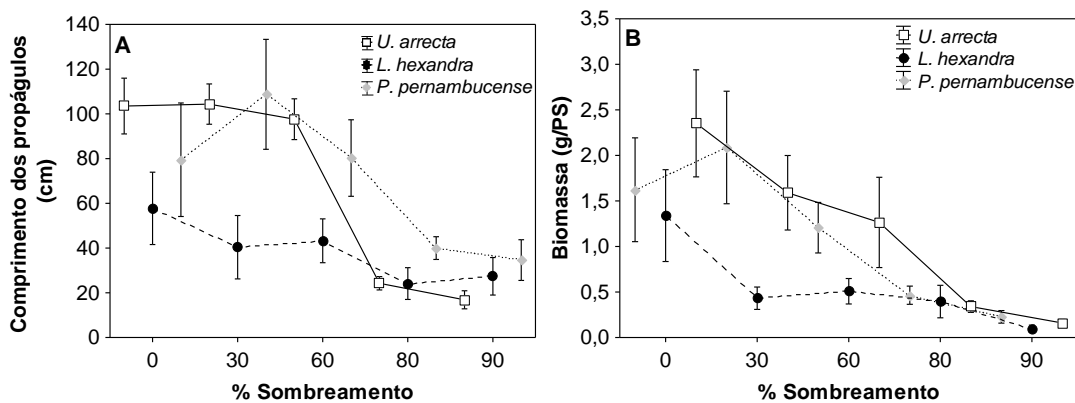


Figura 03. Valores médios (\pm EP) comprimento dos propágulos (A) e biomassa total (B) de três espécies de macrófitas aquáticas *P. pernambucense*, *L. hexandra* e *U.arrecta*, submetidas a 4 níveis de sombreamento (30-60-80-90%) e totalmente exposto a luz solar.

Tabela 01. Anova bi-fatorial para avaliar a diferença entre o desempenho das variáveis respostas (altura e biomassa) das espécies nativas e invasora e/com o aumento de sombreamento.

Variação	g.l.	MS	F	p-value
CENÁRIO 1				
1) Comprimento				
Sombreamento	4	527,26	5,83	0,001*
Espécies	2	1237,05	13,69	0,001*
Sombreamento X Espécies	8	152,94	1,69	0,095
1) Biomassa				
Sombreamento	4	0,39	13,11	0,001*
Espécies	2	0,16	5,44	0,007*
Sombreamento X Espécies	8	0,03	1,15	0,313

Cenário 2

Neste cenário, de modo geral para as espécies nativas, houve um crescimento em altura até o sombreamento de 80%, porém, para o maior valor de sombreamento estas espécies se alongaram relativamente pouco (Figura 4A). Já a espécie exótica não se estabeleceu em nenhum espectro de sombreamento. Entretanto, vale ressaltar que para o tratamento a pleno sol, essa espécie se desenvolveu, embora não tenha atingido valores semelhantes ao das nativas (Figura 4A). Os valores relacionados à biomassa total demonstraram que o efeito das espécies foi significativo (Tabela 2). O padrão de crescimento entre as nativas foi semelhante ao ocorrido no cenário 1, reduzindo em biomassa com o aumento do grau de sombreamento. No entanto, vale ressaltar que novamente a espécie exótica não se estabeleceu, obtendo um valor médio próximo a zero ($0,09 \pm 0,01$ EP- Figura 4B).

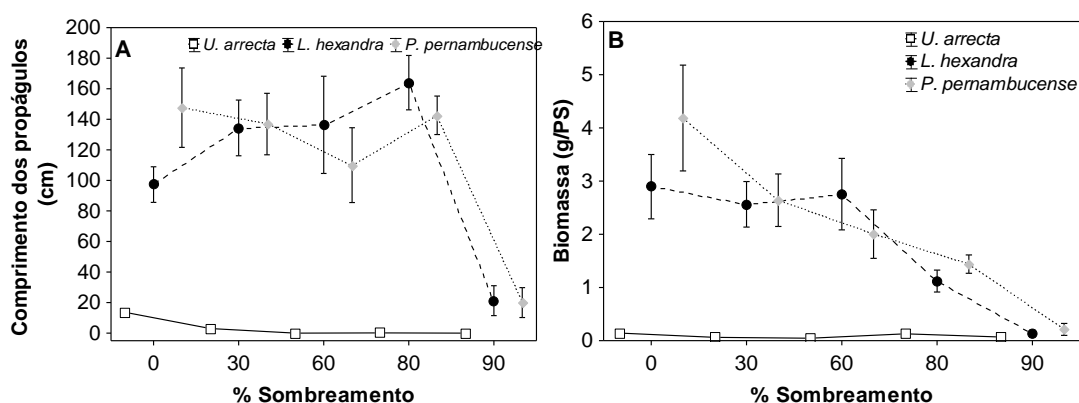


Figura 04. Valores médios (\pm EP) do comprimento dos propágulos (A) e biomassa (B) de três espécies de macrofitas aquáticas *P. pernambucense*, *L. hexandra* e *U.arrecta*, submetidas a 4 níveis de sombreamento (30-60-80-90%) e totalmente expostas à luz solar.

Tabela 02. Anova bi-fatorial para avaliar a diferença entre o desempenho das variáveis respostas (altura e biomassa) das espécies nativas e invasora e/com o aumento de sombreamento.

Varição	g.l.	MS	F	p-value
CENÁRIO 2				
2) Comprimento				
Sombreamento	4	19563,4	13,71	0,001*
Espécies	2	12327,0	8,64	0,001*

Sombreamento X Espécies	8	2764,2	1,93	0,068
2) Biomassa				
Sombreamento	4	859,3	1,09	0,072
Espécies	2	1054,8	1,34	0,002*
Sombreamento X Espécies	8	797,5	1,01	0,323

Discussão

Em geral, os resultados mostraram que o desenvolvimento dos propágulos vegetativos das espécies nativas (*P. pernambucense* e *L. hexandra*) e exótica (*U. arrecta*), expresso principalmente pela biomassa, foram afetados negativamente já em baixos níveis de sombreamento, independentemente dos cenários propostos. Estes resultados demonstram que o sombreamento proporcionado pela presença de vegetação ripária é um importante filtro para o estabelecimento de macrófitas aquáticas em ecossistemas lênticos e lóticos, como já demonstrado em alguns estudos (Bunn et al., 1998; Paciullo et al., 2008; Loo et al., 2009; da Silva et al., 2012). O resultado mais importante, no entanto, foi o de que níveis de sombreamento similares aos gerados pela presença de vegetação ripária foram suficientes para suprimir o desenvolvimento da espécie exótica, e que os efeitos se acentuaram quando as plantas nativas já estavam estabelecidas, evidenciando uma interação entre resistência biótica (presença de espécies nativas) e abiótica (sombreamento).

A primeira hipótese, de que locais com as três espécies estabelecidas quando sombreados teriam um menor desenvolvimento da espécie invasora ao compararmos com às nativas (Cenário 1), foi aceita parcialmente, já que a espécie invasora resistiu aos menores níveis de sombreamento (até 60%) mais do que as espécies nativas (Figura 3B). Em locais a pleno sol ficou evidente que a espécie invasora foi a que se estabeleceu com maior facilidade (maior comprimento e biomassa). Porém, com a redução do sombreamento pela vegetação ciliar (manipulado por sombrite) a performance das espécies foi similar.

Neste contexto, podemos inferir que ambientes degradados são mais susceptíveis à presença e estabelecimento de espécies exóticas do que às espécies nativas e a luz pode ser o mecanismo limitante pelo qual ambientes não degradados restringem a invasão de *U. arrecta*. Esses resultados também indicam que a colonização parcial por vegetação ciliar, ou estágios intermediários de sucessão dessa vegetação

(simulados pelos níveis mais baixos de sombreamento), não impedem a colonização e o desenvolvimento dessa espécie invasora. Para que esta espécie exótica invasora seja inibida em ambiente natural é necessária a presença de vegetação ripária não fragmentada e bem desenvolvida, a ponto de provocar elevado sombreamento.

A segunda hipótese não foi rejeitada, pois nos tratamentos com espécies nativas estabelecidas (resistência biótica), ao serem sombreados, os propágulos da invasora introduzidos mostraram menor probabilidade de estabelecimento/desenvolvimento (Figura 4A e B). Esses resultados podem ser explicados pela resistência biótica proporcionada pelas espécies de gramíneas nativas, que se mostrou eficiente. Assim, o estabelecimento da espécie exótica foi afetado tanto pelas interações ecológicas com as espécies de herbáceas nativas quanto pela redução da intensidade de luz dos tratamentos mais extremos (que inclusive inibiu o também o crescimento das nativas). Entretanto, destaca-se que no sombreamento intermediário, as espécies nativas conseguiram se estabelecer e crescer, ao passo que a exótica também, resultados similares foram encontrados no trabalho de Paciullo et al., 2008 com outras espécies de Poaceae.

Ficou evidenciado que quando as espécies nativas de herbáceas já estão estabelecidas o ambiente fica mais resistente a invasões (Levine et al., 2004). Em geral, a suscetibilidade de invasão por espécies geralmente diminui com o aumento da riqueza de espécies nativas (Elton, 1958; Levine et al., 2004). Tal idéia parte do princípio de que nas comunidades com maior riqueza de espécies, os recursos e/ou nichos são usados de maneira mais ampla, tornando-se indisponíveis para novas espécies colonizadoras, principalmente quando elas pertencem à família Poaceae. Entretanto, muitos outros fatores, como pressão por propágulos, distúrbios e disponibilidade de recursos, influenciam fortemente o processo de invasão: muitas invasões que são bem sucedidas, mas há uma grande quantidade de invasões que nunca acontecem, elas encontram resistência (Richardson & Pysek, 2008). No nosso trabalho, essa resistência pode ter sido influenciada por dois fatores, o fator biótico (por exemplo, competição com as nativas) e o fator abiótico causado pelo sombreamento. Mas notamos, também, que com a maior redução dos níveis de luz, as espécies nativas também não obtiveram uma boa performance; então o sombreamento neste caso pode ter sido determinante no processo. Além disso, de acordo com a meta análise feita por Levine et al. (2004), existem poucas evidências de que interações entre espécies sejam suficientes para repelir completamente as invasões, corroborando os nossos resultados que sugerem que, além

da presença de espécies nativas, o sombreamento também foi o fator determinante. Podemos dizer então que, ao replantarmos as espécies nativas, podemos inibir a invasão de plantas exóticas com o aumento da competição direta ou pressão por propágulo (conforme demonstrado com outra espécie por Seabloom et al., 2003).

Finalmente, o processo de invasão variou de acordo com a característica da espécie invasora (por exemplo, rápido potencial de crescimento), a característica do sistema invadido (manipulado pelo sombreamento) e as interações com as espécies nativas presentes no ecossistema. Sabe-se que a fragmentação do habitat está relacionada com maior suscetibilidade à invasão (Marvier et al., 2004). Porém, as implicações relacionadas ao processo de invasão vão muito além dos prejuízos econômicos. Ao longo do tempo, cada vez mais ambientes vêm sofrendo modificações, e, como consequência, ocorre o estabelecimento de espécies não nativas em diferentes estágios de desenvolvimento e estabelecimento, o que pode desencadear o processo de invasão biológica. De acordo com o experimento realizado, podemos sugerir que o sombreamento da zona ripária e a presença de espécies nativas podem ser usados de maneira efetiva para o controle da espécie exótica *U. arrecta*.

Referências

Bunn SE, Davies PM, Kellaway DM & Prosser IP, 1998. Influence of invasive macrophytes on channel morphology and hydrology in an open tropical lowland stream, and potential control by riparian shading. *Freshwater Biology*, 39(1), 171-178.

Callaway RM & Ridenour WM, 2004. Novel weapons: a biochemically based hypothesis for invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2:436–443.

D'Antonio CM & Vitousek PM, 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23:63– 87.

da Silva JAN, de Souza CMA, da Silva CJ & Bottega SP, 2012. Crescimento e produção de espécies forrageiras consorciadas com pinhão manso. *Pesq. agropec. bras.*, Brasília, 47(6), 769-775.

de Castro CRT, Garcia R, Carvalho MM & Couto L, 1999. Produção forrageira de gramíneas cultivadas sob luminosidade reduzida. *Rev. bras. zootec*, 28(5), 919-927.

Elton CS, 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London, UK.

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. *ActaLimnologicaBrasiliensia*, 25 (2), 202-209.

Flory SL, Rudgers JA & Clay K, 2007. Experimental light treatments affect invasion success and the impact of *Microstegium vimineum* on the resident community. *Natural Areas Journal*, 27(2), 124-132.

Hood WG & Naiman RJ, 2000. Vulnerability of riparian zones to invasion by exotic vascular plants. *Plant ecology*, 148(1), 105-114.

Kolar C.S & Lodge DM, 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* 16:199-204.

Levine JM, Adler PB & Yelenik SG, 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology letters*, 7 (10), 975-989.

Loo SE, Mac Nally R, O'Dowd D J, & Lake PS (2009). Secondary invasions: implications of riparian restoration for in-stream invasion by an aquatic grass. *Restoration Ecology*, 17(3), 378-385.

Marvier M, Kareiva P & Neubert MG, 2004. Habitat destruction, fragmentation, and disturbance promote invasion by habitat generalists in a multispecies metapopulation. *Risk analysis*, 24(4), 869-878.

Michelan TS, Thomaz S, Mormul RP & Carvalho P, 2010. Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Freshwater Biology*, 55(6), 1315-1326.

Paciullo DSC et al., 2008 Crescimento de capim-braquiária influenciado pelo grau de sombreamento e pela estação do ano. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 43(7), 917-923.

Pusey BJ & Arthington AH, 2003. Importance of the riparian zone to the conservation and management of freshwater fish: a review. *Marine and Freshwater Research*, 54(1), 1-16.

Reinhart KO, Gurnee J, Tirado R, Callaway RM, 2006. Invasion through quantitative effects: intense shade drives native decline and invasive success. *Ecological Applications*, 16(5), 1821-1831.

Richardson DM et al., 2007. Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diversity and distributions*, 13(1), 126-139.

Richardson DM, Pyšek P, 2008. Fifty years of invasion ecology—the legacy of Charles Elton. *Diversity and Distributions*, 14(2), 161-168.

Santamaria L, 2002. Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment *Acta Oecologica*, 23, 137–154.

Seabloom EW et al., 2003. Competition, seed limitation, disturbance, and reestablishment of California native annual forbs. *Ecological applications*, 13(3), 575-592.

Thouvenot L, Haury J & Thiébaud G., 2013. Seasonal plasticity of *Ludwigia grandiflora* under light and water depth gradients: An outdoor mesocosm experiment. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 208(7), 430-437.

Vitousek PM et al., 1987. Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science* 238:802–804.