

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

RODRIGO PEDRO LEAL

**O sucesso de uma Poaceae invasora é associado à resiliência à seca,  
mas não à competição**

Maringá  
2020

RODRIGO PEDRO LEAL

**O sucesso de uma Poaceae invasora é associado à resiliência à seca,  
mas não à competição**

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

Área de concentração: Ecologia e Limnologia

Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz

Coorientador: Dr. Márcio José da Silveira

Maringá  
2020

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

L435s

Leal, Rodrigo Pedro, 1995-

O sucesso de uma Poaceae invasora é associado à resiliência à seca, mas não pela competição / Rodrigo Pedro Leal. -- Maringá, 2020.

32 f. : il. (algumas color.).

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--  
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2020.

Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.

Coorientador: Dr. Márcio José da Silveira.

1. Poaceae (Gramineae) - Espécies invasoras – Resiliência - Mudanças climáticas. 2. Macrófitas aquáticas invasoras - Resiliência - Mudanças climáticas. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -584.9162

RODRIGO PEDRO LEAL

**O sucesso de uma Poaceae invasora é associado à resiliência à seca,  
mas não à competição**

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

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz

Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof. Dr. Bruno Figueiredo

Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC)

Prof. Dr. Roger Paulo Mormul

Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 29 de maio de 2020.

Local de defesa: Defesa Remota (via Google Meet).

## AGRADECIMENTOS

À minha família, Noiriel, Pedro, Thays, Rafaela, André, pelo constante apoio.

Aos meus orientadores, Prof. Nei e Dr. Márcio, pelos ensinamentos e por sempre estarem disponíveis para o esclarecimento de quaisquer dúvidas.

Aos membros da banca avaliadora, pela disponibilidade em auxiliar e pelas valorosas contribuições.

A Dr.<sup>a</sup> Danielle Petsch e à M<sup>e</sup>. Mikaela Pulzatto, pelo auxílio para a concepção e realização das análises estatísticas.

Ao PEA e ao Nupélia, por toda a infraestrutura e apoio técnico que foram fundamentais durante a elaboração do trabalho.

Aos colegas de laboratório e amigos, que foram fundamentais na montagem e desmontagem do experimento, obrigado pela parceria.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) pela bolsa concedida.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001.

## O sucesso de uma Poaceae invasora é associado à resiliência à seca, mas não à competição

### RESUMO

Invasões biológicas vêm ocorrendo em um ritmo mais acelerado como resultado de ações antrópicas. Simultaneamente, as mudanças climáticas podem potencializar as taxas de invasão, e ainda favorecer organismos invasores. Uma das previsões para as mudanças climáticas é o aumento dos períodos de seca, em algumas regiões do planeta. Desta forma, ambientes que sofrem esses distúrbios se tornam mais suscetíveis à invasão por plantas aquáticas, em especial por aquelas que estão adaptadas a diversos tipos de *habitats*. Dentro deste contexto, os objetivos foram de: (i) determinar a resposta de uma espécie nativa (*Hymenachne perambucensis*) e outra invasora (*Urochloa arrecta*) a uma seca extrema, e (ii) testar se a competição interespecífica entre ambas é afetada pelo estresse provocado pela seca. Foi realizado um experimento *in situ*, no qual a biomassa e o comprimento das espécies foram diferentes para diferentes níveis de seca, em que a espécie invasora foi superior a espécie nativa. Porém, a intensidade de competição relativa teve apenas a biomassa aérea diferente entre as espécies, mas nesse caso a espécie invasora demonstrou preferência por crescimento em monocultura do que em policultura. Concluiu-se, então, que a espécie invasora *U. arrecta* apresenta maior resiliência a secas do que a espécie nativa *H. perambucensis*. Porém, a espécie nativa demonstrou maior habilidade competitiva. Esses resultados podem explicar a alta dominância dessa espécie invasora nos locais invadidos, devido a esta resistir melhor aos distúrbios. De mesmo modo, demonstra que espécies nativas podem reduzir as taxas de invasão dessa espécie, tendo em vista que ela não cresce bem na presença de vizinhos.

**Palavras-Chave:** Macrófitas Aquáticas. Competição. Invasibilidade. Ecologia de Invasões.

## **The success of an invasive Poaceae is associated with resilience to drought, but not competition**

### ***ABSTRACT***

Biological invasions have been occurring at a faster pace as a result of anthropic actions. At the same time, climate change can increase invasion rates, and also favor invading organisms. One of the predictions for climate change is the increase in periods of drought, in some regions of the planet. In this way, environments that suffer from these disorders become more susceptible to invasion by aquatic plants, especially those that are adapted to different types of habitats. Within this context, the objectives were: (i) to determine the response of a native species (*Hymenachne pernambucensis*) and another invasive species (*Urochloa arrecta*) to extreme drought, and (ii) to test whether the interspecific competition between them is affected by stress caused by drought. An in situ experiment was carried out, in which the biomass and the length of the species were different for different levels of drought, in which the invasive species was superior to the native species. However, the intensity of relative competition had only different aerial biomass between species, but in this case the invasive species showed a preference for growth in monoculture than in polyculture. It was concluded, then, that the invasive species *U. arrecta* has greater resilience to droughts than the native species *H. pernambucensis*. However, the native species showed greater competitive ability. These results may explain the high dominance of this invasive species in the invaded sites, due to its better resistance to disturbances. In the same way, it demonstrates that native species can reduce the invasion rates of this species, considering that it does not grow well in the presence of neighbors.

**Keywords:** Aquatic Macrophytes. Competition. Invasibility. Invasion Ecology.

Dissertação elaborada e formatada  
conforme as normas da publicação  
científica *Journal of Ecology*. Disponível  
em:

[https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/  
hub/journal/13652745/author-guidelines](https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/hub/journal/13652745/author-guidelines)



## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO .....</b>	<b>9</b>
<b>2</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>11</b>
<b>2.1</b>	<b>Área de Estudo.....</b>	<b>11</b>
<b>2.2</b>	<b>Delineamento Experimental .....</b>	<b>11</b>
<b>2.3</b>	<b>Análise de Dados.....</b>	<b>13</b>
<b>3</b>	<b>RESULTADOS .....</b>	<b>15</b>
<b>3.1</b>	<b>Resiliência.....</b>	<b>15</b>
3.1.1	Em relação ao controle ( $R_c$ ) .....	15
3.1.2	Em relação a biomassa inicial ( $R_i$ ).....	18
<b>3.2</b>	<b>Competição.....</b>	<b>20</b>
<b>4</b>	<b>DISCUSSÃO .....</b>	<b>21</b>
	<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>25</b>
	<b>APÊNDICE - Metodologia que retrata como foi realizada a montagem e o funcionamento do experimento.....</b>	<b>31</b>

## 1 INTRODUÇÃO

O sucesso das espécies invasoras nos ecossistemas invadidos depende de filtros ambientais, os quais têm sido alterados pelas mudanças climáticas (Kolar & Lodge, 2000). Tais mudanças apresentam um grande impacto na susceptibilidade de invasão dos ecossistemas, pois eles mudam as condições ambientais dos ecossistemas, resultando na reestruturação das comunidades (Jimenez et al., 2011). Alguns autores têm demonstrado que espécies nativas e invasoras, podem responder diferentemente a essas condições climáticas (Wenger et al., 2011). Por exemplo, mudanças na variação de temperatura podem, em alguns casos, favorecer espécies invasoras e conseqüentemente limitar o desenvolvimento das espécies nativas (Netten et al., 2010). Apesar do aumento de temperatura ser um dos efeitos primários relacionados às mudanças climáticas, prevê-se que esse fenômeno poderá aumentar a ocorrência de eventos extremos, como o regime de chuvas (Trenberth et al., 2007), em que as chuvas seriam mais abruptas, porém, menos frequentes, e isso aumentaria os períodos de seca em diversos ambientes, incluindo a bacia do rio Paraná (Marengo et al., 2013).

As secas são causadas, em sua maioria, pela redução da precipitação (Druyan, 1996), que pode ser decorrente das mudanças globais. Porém, a diminuição do fluxo de água feita por barragens, também interfere na disponibilidade de água em ecossistemas aquáticos, em especial nos sistemas rios planícies de inundação situados a jusante (Thomaz et al., 2009). Com as secas, há um declínio no escoamento de água, umidade do solo, disponibilidade de água subterrânea e na vazão de rios e canais (Changnon, 1987; Grigg, 1996; Dahm et al., 2003). Desta forma, macrófitas aquáticas estabelecidas nesses locais são afetadas negativamente (Combroux & Bornette, 2004), uma vez que a disponibilidade de água é um fator determinante para o desenvolvimento da comunidade de plantas aquáticas (Barrat-Segretain & Cellot, 2007).

Um fator interessante da dinâmica vegetal é a habilidade das plantas de colonizarem ambientes vagos (Riis, 2008). Distúrbios podem aumentar a invasibilidade de um local, pois eles podem reduzir o tamanho das populações das plantas residentes e levar algumas espécies à extinção local e conseqüentemente, provocam um aumento da disponibilidade de recursos possibilitando uma “janela de oportunidades” (Davis et al., 2000; Davis, 2009). Desta forma, espécies de macrófitas podem se tornar invasoras no estabelecimento quando adaptadas a diversos tipos de *habitats* (Santamaria, 2002).

Outro fator a ser considerado é a resiliência, que é a capacidade de um indivíduo, população, ou ecossistema, de retornarem a um estado de referência após um distúrbio (Ricklefs, 2010). Ambientes com uma maior diversidade de espécies podem apresentar maior resiliência a distúrbios (Mulder et al., 2001; Allison, 2004; Steiner et al., 2006). Porém, espécies invasoras podem apresentar taxas de recuperação de distúrbios (tais como eventos prolongados de seca) maiores do que espécies nativas e, através da competição, diminuir a diversidade dessas espécies (Michelan et al., 2010a; Michelan et al., 2018).

Há evidências de que as espécies invasoras de sucesso apresentam maior habilidade competitiva do que as nativas, sendo essa uma das causas de seu sucesso (Mony et al., 2007). Sendo assim, entender como espécies se tornam invasoras, bem como, sua capacidade de recuperação frente a distúrbios torna-se um importante desafio na ecologia das invasões (Rejmánek et al. 2005). Apesar de vários estudos que focam o papel das secas (Smith et al. 2000; Combroux & Bornette, 2004; Barrat-Segretain & Cellot, 2007) e da competição (Mooney & Cleland, 2001; Sakai et al., 2001; Gurevitch & Padilla, 2004; Michelan et al., 2010a; 2018) sobre a performance de espécies invasoras, as interações entre esses dois fatores é raramente investigada.

Entre as espécies invasoras de macrófitas registrada no Brasil, a Poaceae *Urochloa arrecta* (Hack. ex T. Durand & Schinz) Morrone & Zuloaga é classificada como altamente invasiva. Originária do continente africano, esta espécie apresenta altas taxas de resiliência a distúrbios e possui altas taxas de crescimento (Michelan et al., 2010b; Thomaz et al., 2009). Além disso, tem gerado diversos prejuízos ecológicos e econômicos para países como Brasil e EUA (Teuton et al., 2004; Michelan et al., 2010a; Fernandes et al., 2013; De Amorim et al., 2015). Na bacia do alto rio Paraná, esta planta invasora compete diretamente com outras espécies nativas de mesma família, como a Poaceae *Hymenachne pernambucensis* (Spreng.) Zuloaga, pois habitam zonas rasas de ambientes aquáticos e apresentam formas de vida semelhantes.

Este trabalho teve como objetivo determinar a resposta de uma espécie nativa (*H. pernambucensis*) e outra invasora (*U. arrecta*) a uma seca extrema, e testar se a competição interespecífica entre ambas é afetada pelo estresse provocado pela seca. Com base em estudos *in situ* que demonstram elevada biomassa, rápida recuperação frente a distúrbios e efeitos negativos de *U. arrecta* sobre as comunidades de macrófitas

nativas, foram postuladas duas hipóteses: (i) *U. arrecta* apresentará maior resiliência ao distúrbio de seca do que *H. pernambucensis* e (ii) a superioridade competitiva de *U. arrecta* se mantém mesmo após períodos de seca.

## **2 MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1 Área de Estudo**

Para a realização deste trabalho foram selecionadas duas espécies de macrófitas aquáticas da família Poaceae, sendo elas a espécie invasora *Urochloa arrecta* e nativa *Hymenachne pernambucensis*, que foi escolhida dentre as diversas espécies nativas que coocorrem com a espécie invasora, por ser de sua mesma família e apresentar hábitos semelhantes aos da invasora. É importante que as espécies sejam filogeneticamente similares pois isso permite que observemos com melhor precisão o que pode tornar uma espécie em invasora. Ambas as espécies foram coletadas na represa de Itaipu (aprox. 24° 050' – 25° 330' S; 50° 000' – 50° 300' O), que fica localizada na bacia do alto rio Paraná. Essas plantas foram usadas para um experimento em mesocosmos em casa de vegetação localizada no *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

### **2.2 Delineamento Experimental**

Para testar as hipóteses foi realizado um experimento em que ambas as espécies foram submetidas a estresses de seca, em que, seus desempenhos foram analisados com os indivíduos crescendo sozinhos e também com a presença do competidor.

Para a realização do experimento foram usadas bandejas plásticas (0,30 x 0,37 x 0,14m) como unidades amostrais. As bandejas foram preenchidas com uma camada de 10 cm de solo, que tem sido considerado adequado para o desenvolvimento dessas espécies (Bando et al., 2016). Em seguida, a fim de padronizar as condições iniciais de crescimento das macrófitas, as amostras coletadas foram separadas em propágulos que

consistiam em caules contendo dois nós que posteriormente foram plantados nas bandejas.

Em cada bandeja foram colocados separadamente quatro propágulos de cada espécie, em três tipos de plantio: *U. arrecta* em monocultura, *H. pernambucensis* em monocultura e ambas coexistindo. Cada plantio estava sujeito a três níveis de tratamento: controle (lâmina de água disponível durante todo o experimento), estresse hídrico de 10 dias e estresse hídrico de 20 dias. Cada nível de tratamento testou a resiliência das espécies ao estresse causado pela seca. O primeiro tratamento foi o controle, que contou com uma lâmina d'água durante todo o experimento. O segundo tratamento foi um estresse hídrico de 10 dias, enquanto o terceiro tratamento foi um estresse hídrico de 20 dias. Esses intervalos de tempo foram escolhidos através de experimentos prévios que demonstraram que, antes de estarem estabelecidos, propágulos de *U. arrecta* conseguem se regenerar com até 25 dias de seca (Michelan et al., 2010b), mas ainda não se sabe o período que essa espécie resiste a seca após seu estabelecimento.

As monoculturas de *Urochloa arrecta* e de *Hymenachne pernambucensis* visaram analisar o efeito do estresse da seca sobre cada espécie individualmente. As policulturas com ambas as espécies coocorrendo, visaram avaliar se o estresse da seca altera o resultado da competição entre ambas. Neste caso, foram plantados dois propágulos de cada espécie, tendo em vista padronizar a densidade das unidades amostrais. Cada tratamento teve 8 réplicas. Portanto, o experimento contou com um total de 72 unidades amostrais: duas monoculturas + uma policultura em sujeitos a três níveis de seca. Um agrupamento extra foi feito, a fim de se estimar a biomassa inicial dos agrupamentos do experimento antes do estresse da seca, somando 24 unidades amostrais ao total (2 monoculturas + 1 policultura x 8 réplicas). Esses dados, foram usados para comparar a biomassa seca inicial, antes de começar o estresse de seca com os valores finais do experimento após esse período.

Os propágulos tiveram um período de dois meses para crescer, tempo suficiente para que as plantas atingissem comprimentos de até 1,0m (tamanho similar a plantas adultas registradas em campo). Posteriormente, o grupo extra foi retirado, as plantas lavadas e separadas em parte aérea e raiz, os comprimentos da parte aérea mensurados, as plantas foram empacotadas, e secas em estufa para a mensuração de sua massa seca (secagem a 60°C até peso constante).

Decorridos 2 meses de crescimento, aplicou-se o estresse da seca aos tratamentos, que consistiu na retirada total da água das bandejas, assim permanecendo por períodos de 10 e 20 dias, de acordo com o tratamento. Para que a recuperação das plantas ocorresse simultaneamente e para que fossem submetidos às mesmas condições ambientais, permitindo as comparações entre os tratamentos, o tratamento de 20 dias de seca foi iniciado primeiro (Mat. Sup.). Decorridos 10 dias, o tratamento de 10 dias de seca também foi iniciado (Mat. Sup.). Ao final do período de seca para ambos os tratamentos, adicionou-se novamente uma lâmina de água a todos os tratamentos, que assim permaneceram por noventa 90 dias (Mat. Sup.).

Após esse período, as unidades amostrais foram retiradas, as plantas lavadas e separadas em raiz e parte aérea. Então, foram mensurados os comprimentos das partes aéreas, as raízes e as partes aéreas empacotadas, e em seguida secas em estufa para posterior mensuração de sua biomassa em balanças analítica.

### **2.3 Análise de Dados**

Para estimar a resiliência das macrófitas frente ao distúrbio da seca, empregamos duas abordagens complementares, usando as monoculturas. Na primeira, estimamos a razão entre a biomassa seca final dos tratamentos e a biomassa de seu controle que permaneceu durante todo o experimento com água (232 dias; ver Mat. Sup.). Essa razão é uma medida da resiliência das macrófitas considerando-se o máximo crescimento potencial das plantas durante todo o período experimental (doravante resiliência em relação ao controle =  $R_c$ ). Uma segunda abordagem considerou a razão entre a biomassa final dos tratamentos em relação à sua biomassa inicial. Essa biomassa inicial foi obtida no grupo extra de 24 bandejas e a mesma representa a biomassa existente no início do estresse (ver Mat. Sup.). Essa razão é uma medida da resiliência das macrófitas considerando-se sua biomassa antes da ocorrência do distúrbio (doravante resiliência em relação à biomassa inicial =  $R_i$ ). Em ambos os casos, valores inferiores a 1,0 indicam que as plantas submetidas à seca, desenvolveram-se menos que o controle ou que não atingiram a biomassa inicial. Contrariamente, valores superiores a 1,0 indicam que as plantas submetidas à seca desenvolveram-se mais do que o controle ou que superaram a biomassa inicial. Os valores de  $R_c$  e  $R_i$  foram estimados usando a

biomassa aérea, das raízes, a biomassa total, a relação raiz:parte aérea e o comprimento das plantas.

Para a análise estatística de se *U. arrecta* apresentará maior resiliência ao distúrbio de seca do que *H. pernambucensis*, foi realizada uma análise de variância por permutação (ANOVA *two-way*). As variáveis preditoras foram: os níveis de seca e as espécies de macrófitas, enquanto, a variável resposta foram Rc e Ri. As variáveis foram aleatorizadas 999, e os índices Rc e Ri foram calculados para todas as aleatorizações, e também foi realizado uma ANOVA para cada uma das aleatorizações. Para melhor análise dos resultados, foi feita a média de todos os valores de *F* e *p* obtidos nos 999 testes ANOVA.

Foram usados os valores de biomassa seca nos tratamentos em monocultura e cultura mista para avaliar o efeito de competição entre as espécies, e foi calculado o intensidade de competição relativa (RCI) das plantas (Weigelt, 2003). Esse índice é calculado da seguinte forma:

$$RCI = (Y_{mono} - Y_{mix}) / Y_{mono}$$

Onde:  $Y_{mono}$  é a biomassa vegetal onde a planta alvo cresceu em monocultura e  $Y_{mix}$  é a biomassa da planta onde o concorrente está presente. Valores de  $RCI = 0$  indicam não haver competição interespecífica, para valores de  $RCI < 0$ , o desempenho da planta alvo é melhor em crescimento com o competidor do que sozinho (facilitação), enquanto, para  $RCI > 0$ , a planta alvo cresce melhor sozinha do que em crescimento com a competidora.

Para testar a segunda predição, empregamos uma análise de variância por permutação (ANOVA *two-way*), na qual as variáveis preditoras foram as espécies de macrófitas e os níveis de seca, enquanto, a variável resposta foi a intensidade de competição relativa. Para o cálculo do índice, as variáveis também foram aleatorizadas e calculadas 999 vezes, e também foi calculada a mesma quantidade de ANOVA. Para melhor análise dos resultados, também foi feita a média de todos os valores de *F* e *p* obtidos em todos os 999 testes de ANOVA.

Para que seja feito um comparativo preciso, foram calculadas as intensidades de competição relativa entre as espécies posteriormente as secas (RCIc) e anteriormente às secas (RCIi). Para o RCIc foram utilizadas as biomassas das policulturas que sofreram com as secas de 10 e 20 dias e o seu controle, isto é, a biomassa recolhida nas bandejas

que permaneceram úmidas durante todo o experimento (Mat. Sup.). Enquanto para o RCIi foram utilizadas as biomassas das policulturas após os distúrbios e o seu controle foi a biomassa das plantas antes de sofrer as secas (Mat. Sup.). Todas as análises foram realizadas no programa estatístico R, versão 3.6.1 (R Core Team, 2019).

### 3 RESULTADOS

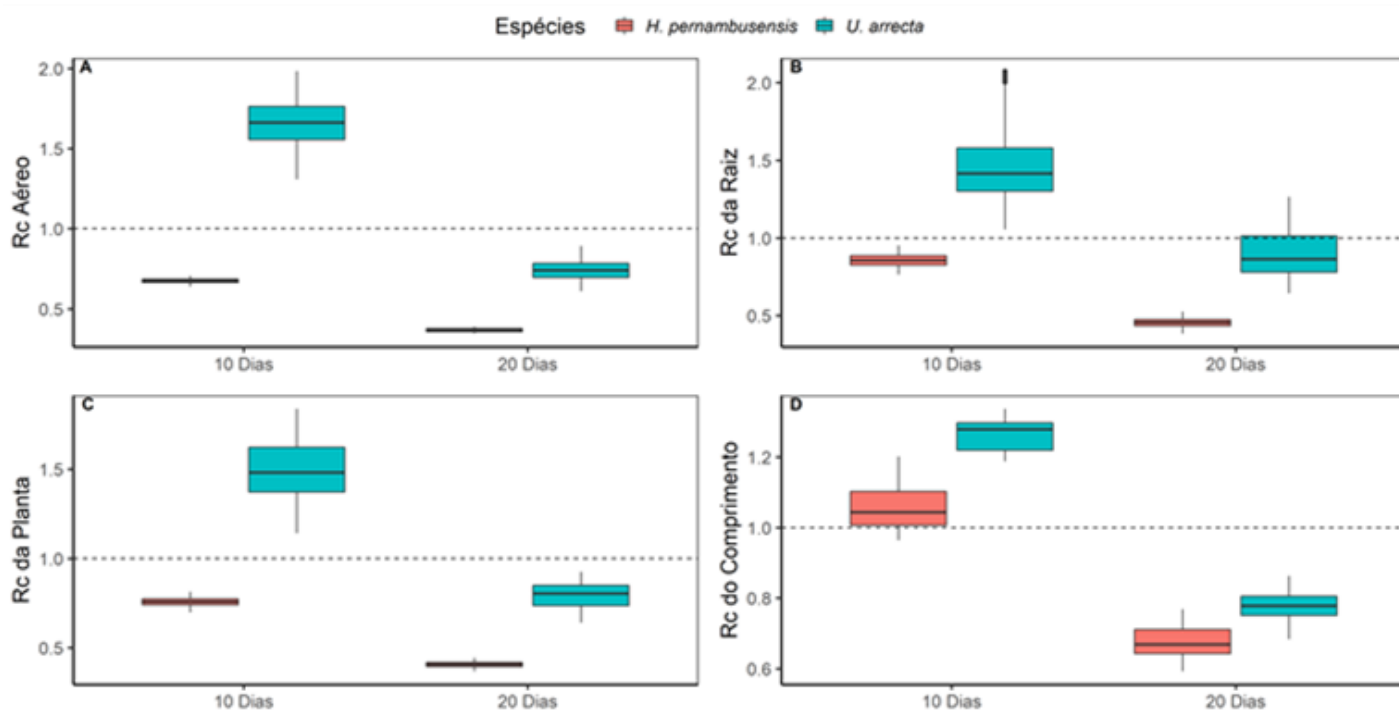
#### 3.1 Resiliência

##### 3.1.1 Em relação ao controle (Rc)

Para a biomassa aérea comparada ao controle (valores de Rc), houve efeito das espécies (Tabela 1) e dos níveis de seca (Tabela 1). *Urochloa arrecta* teve valores maiores que o do controle no tratamento de 10 dias de seca, e ainda, se aproximou mais do controle em 20 dias de seca, quando comparada a *H. pernambucensis* (Figura 1A). Porém, não foi encontrada interação significativa entre os níveis de seca e as espécies para nenhuma das variáveis mensuradas (Tabela 1), indicando que, a resiliência das espécies, independe do grau de estresse causado pela seca.

Para os valores de Rc da biomassa da raiz não houve efeito dos níveis de seca das espécies nem da interação entre ambos (Tabela 1; Fig. 1B). Considerando os valores de Rc da biomassa total, houve efeitos significativos dos níveis de seca e das espécies (Tabela 1). Novamente, *U. arrecta* apresentou maiores valores de biomassa total que o controle no tratamento de 10 dias de seca, e ainda, se aproximou mais do controle em 20 dias de seca, quando comparado a *H. pernambucensis* (Figura 1C). Porém, a interação entre os níveis de seca e as espécies não foi significativa (Tabela 1), indicando que também para a biomassa total, os maiores valores da espécie invasora se mantêm independentemente do estresse causado pela seca. Para o Rc do comprimento, não houve efeito das espécies (Tabela 1), mas sim dos níveis de seca (Tabela 1). Ambas as espécies cresceram mais em comprimento que o controle no tratamento de 10 dias, porém o comprimento foi inferior ao controle no tratamento de 20 dias (Figura 1D). A interação também não foi significativa (Tabela 1).





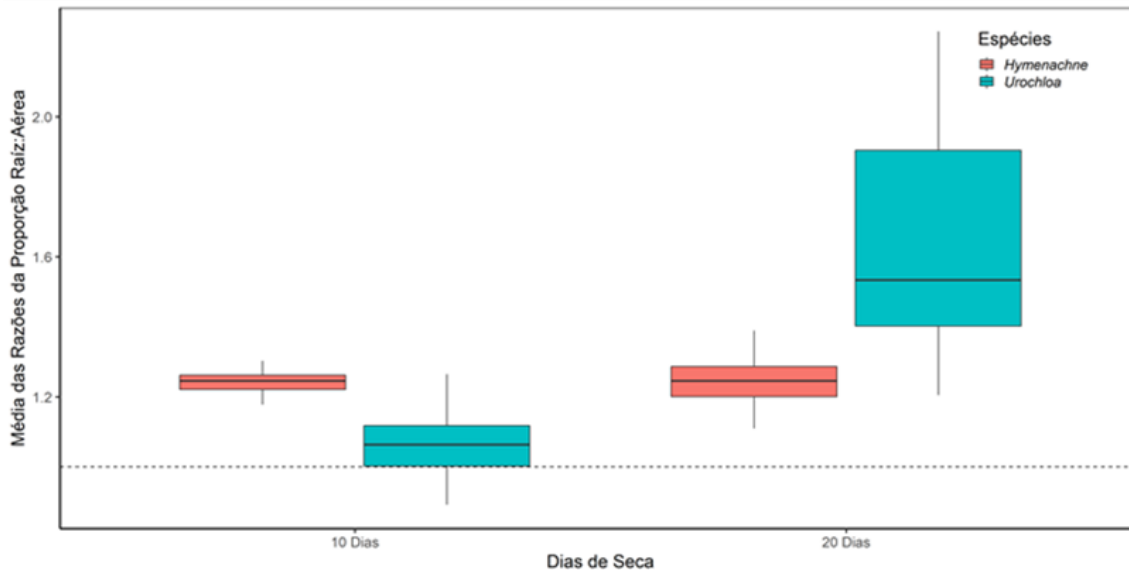
**Figura 1** - Valores médios ( $\pm$  erro padrão) da razão de biomassa seca e dos comprimentos médios em relação à biomassa e comprimentos finais de *Urochloa* (Azul) e de *Hymenachne* (Rosa), em dois diferentes níveis de seca (10 dias e 20 dias de seca). A linha tracejada representa o controle. **A** – Biomassa aérea; **B** – Biomassa raízes; **C** – Biomassa total das plantas; **D** – comprimentos.

**Tabela 1** - Tabela contendo os valores de  $F$  e  $p$  das análises realizadas referentes ao comparativo da biomassa final com o controle, em que, os atributos biológicos são as variáveis resposta analisadas, os fatores são as variáveis preditoras.

Atributos Biológicos	Fator	Rc		Ri	
		$F$	$p$	$F$	$p$
Biomassa Aérea	Origem da espécie	7.96	<b>0.011</b>	7.35	<b>0.014</b>
	Estresse hídrico	6.59	<b>0.021</b>	4.42	<b>0.057</b>
	Interação	1.60	0.237	1.35	0.289
Biomassa Raiz	Origem da espécie	2.81	0.117	8.63	<b>0.012</b>
	Estresse hídrico	2.79	0.167	1.15	0.376
	Interação	0.20	0.705	0.55	0.549
Biomassa Total	Origem da espécie	5.50	<b>0.034</b>	9.09	<b>0.007</b>
	Estresse hídrico	5.03	<b>0.049</b>	2.75	0.125
	Interação	0.54	0.514	0.86	0.400
Comprimento	Origem da espécie	0.82	0.429	13.35	<b>0.001</b>

Raiz - Aérea	Estresse hídrico	5.55	<b>0.036</b>	7.83	<b>0.011</b>
	Interação	0.15	0.753	0.94	0.362
	Origem da espécie	0.11	0.777	5.33	<b>0.044</b>
RCI Aéreo	Estresse hídrico	0.46	0.528	0.52	0.502
	Interação	0.45	0.535	0.51	0.506
	Origem da espécie	14.79	<b>0.008</b>	7.82	<b>0.032</b>
RCI Raiz	Estresse hídrico	1.18	0.372	1.20	0.373
	Interação	8.87	0.459	0.87	0.464
	Origem da espécie	0.23	0.695	1.05	0.361
RCI Total	Estresse hídrico	0.55	0.599	1.24	0.335
	Interação	0.60	0.573	1.42	0.286
	Origem da espécie	2.67	0.180	1.45	0.342
RCI Total	Estresse hídrico	0.55	0.606	1.19	0.354
	Interação	0.41	0.686	0.67	0.557

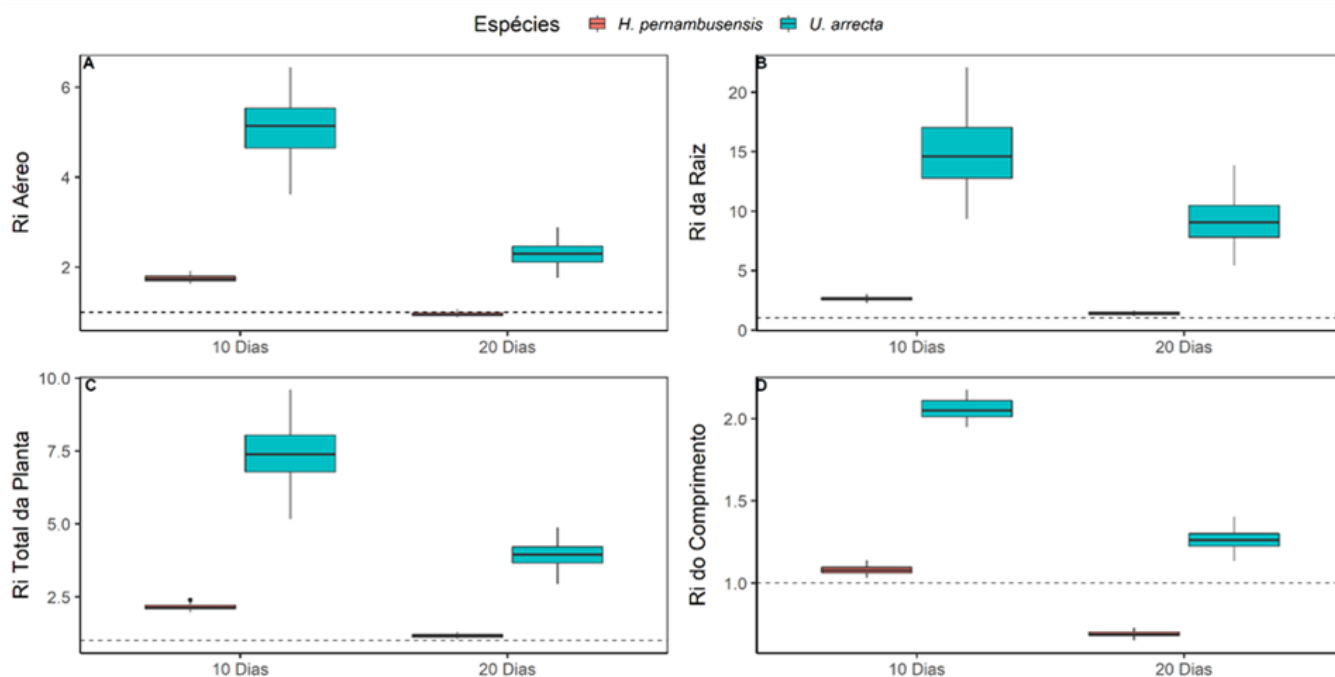
Os níveis de seca, as espécies e a interação entre ambos não tiveram efeitos significativos sobre a relação biomassa da raiz: biomassa aérea (Tabela 1; Figura 2)



**Figura 2** - Relação Raiz-Parte Aérea das plantas ( $\pm$  erro padrão) expressos na razão de Raiz-Parte Aérea Tratamentos com a razão Raiz-Parte Aérea dos controles de *Urochloa* (Azul) e de *Hymenachne* (Rosa), em dois diferentes níveis de seca (10 dias e 20 dias de seca). A linha tracejada representa o controle.

### 3.1.2 Em relação a biomassa inicial (Ri)

Em sua maioria, os resultados que usaram a biomassa inicial como referência para medir a resiliência de ambas as macrófitas, foram semelhantes aos que usaram a biomassa obtida ao final do experimento. Não houve congruência em somente 4 dos 24 efeitos testados (ver Tabela 1).



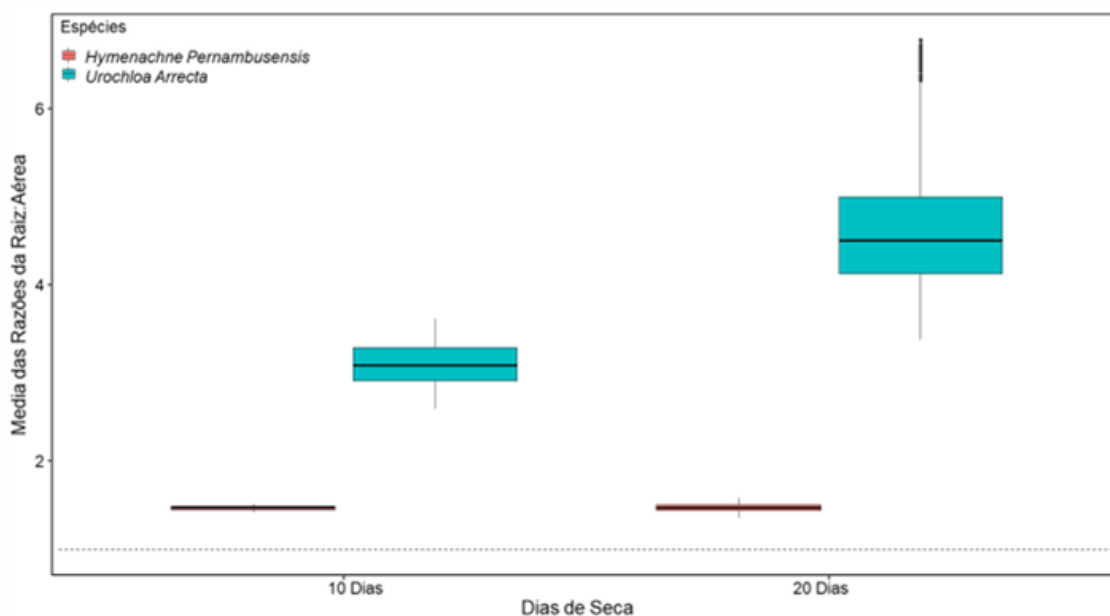
**Figura 3** - Valores médios ( $\pm$  erro padrão) da razão de biomassa seca e dos comprimentos médios em relação à biomassa e comprimentos iniciais de *Urochloa* (Azul) e de *Hymenachne* (Rosa), em dois diferentes níveis de seca (10 dias e 20 dias de seca). A linha tracejada representa a biomassa inicial. **A** – Razão da biomassa seca aérea; **B** – biomassa da raiz; **C** – biomassa total das plantas; **D** – comprimentos.

Para a biomassa aérea final comparada à inicial (valores de Ri), houve diferença significativa entre as espécies (Tabela 1), onde *U. arrecta* cresceu mais em relação à biomassa inicial do que *H. pernambucensis* (Figura 3A). Houve também efeito da seca (Tabela 1), com a biomassa de ambas as espécies sendo maiores em 10 dias do que em 20 dias de seca (Figura 3A). Entretanto, não foi encontrada interação significativa entre seca e espécies (Tabela 1), indicando que a magnitude do efeito da seca se mantém em ambas as espécies, independentemente dos níveis de seca. Para a biomassa de raízes houve efeito das espécies (Tabela 1), e *U. arrecta* cresceu mais do que *H. pernambucensis* (Figura 3B). Entretanto, os valores foram semelhantes para os níveis de seca e não houve interação entre os tratamentos e as espécies (Tabela 1; figura 3B).

Assim, a biomassa das raízes de ambas as espécies não diferiu entre os níveis de seca aqui investigados. Para a biomassa total, houve também efeito significativo das espécies (Tabela 1), sendo que *U. arrecta* cresceu mais do que *H. pernambucensis* (Figura 3C). Entretanto, não houve efeito significativo dos níveis de seca nem da interação entre seca e espécies (Tabela 1; figura 3C).

Para o Ri do comprimento houve efeito das espécies (Tabela 1), com *U. arrecta* também crescendo mais em relação à biomassa inicial do que *H. pernambucensis* (Figura 3D). Houve efeito significativo dos níveis de seca (Tabela 1), pois ambas as espécies cresceram mais no tratamento de 10 dias do que no de 20 dias de seca (Figura 3D). Não houve interação significativa entre os níveis de seca e as espécies (Tabela 1; figura 3D).

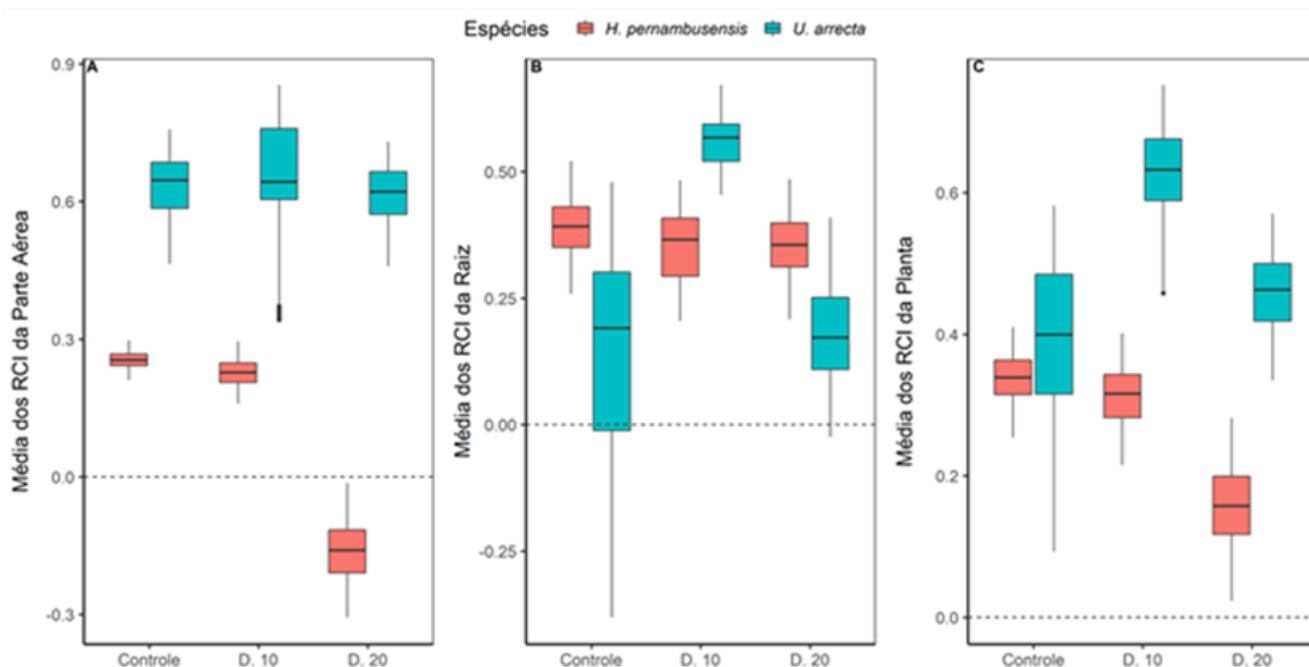
Para relação raiz-parte aérea, houve efeito significativo das espécies (Tabela 1), com valores maiores para *U. arrecta* do que para *H. pernambucensis* em ambos os níveis de seca (Figura 4). Entretanto, o efeito da seca e a interação entre espécies e seca não foi significativo (Tabela 1).



**Figura 4** - Relação Raiz-Parte Aérea das plantas ( $\pm$  erro padrão) expressos na razão de Raiz-Parte Aérea Tratamentos com a razão Raiz-Parte Aérea inicial para monoculturas de *Urochloa* (Azul) e de *Hymenachne* (Rosa), em dois diferentes níveis de seca (10 dias e 20 dias de seca). A linha tracejada representa sua biomassa inicial.

### 3.2 Competição

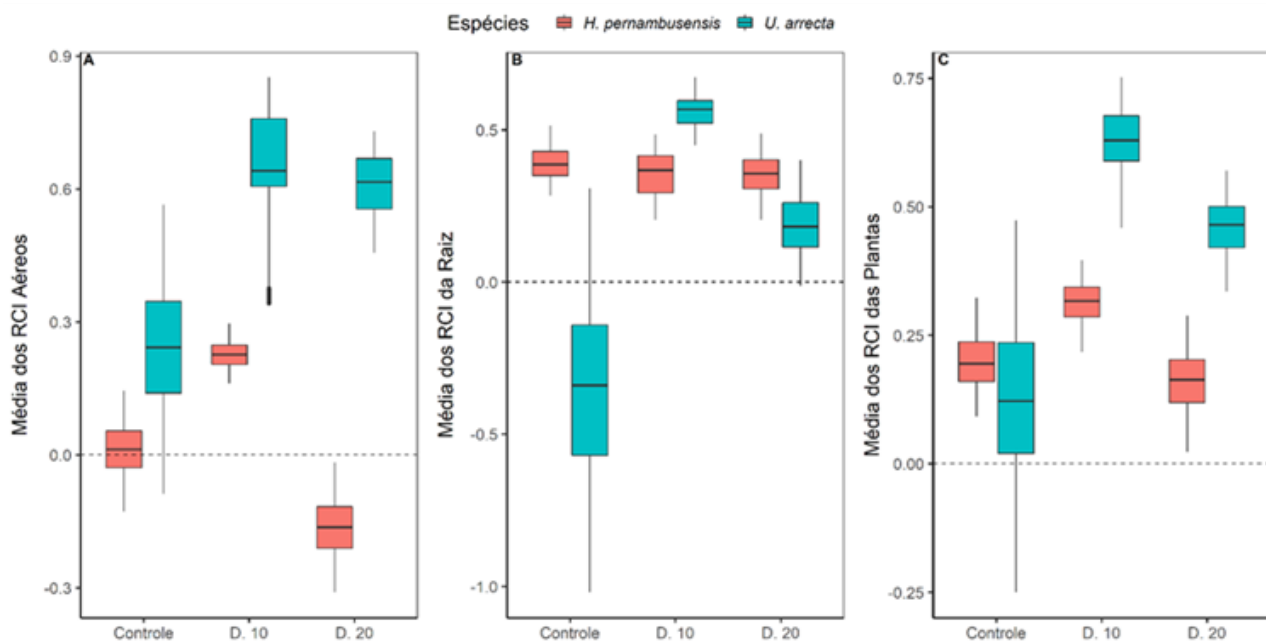
Em relação à intensidade de competição relativa dos tratamentos comparados ao controle (RCIc), houve efeito das espécies para a biomassa aérea (Tabela 1), em que, o RCI de *U. arrecta* foi maior quando comparado ao RCI de *H. pernambucensis* (Figura 5A), indicando que a espécie invasora é mais afetada negativamente pela competição interespecífica do que pela competição intraespecífica. Entretanto, não foram significativos para os tipos de tratamentos, nem para a interação espécie x tratamento (Tabela 1). Para o RCIc da raiz e da biomassa total, não houve efeito significativo das espécies, níveis de seca nem para a interação entre eles (Tabela 1; figuras 5B e 5C).



**Figura 5** – Valores médios da intensidade de competição relativa (RCI) ( $\pm$  erro padrão), para os tratamentos em competição de *Urochloa* (Azul) e de *Hymenachne* (Rosa), em três diferentes níveis de seca (10 dias, 20 dias de seca e o controle). RCI = 0 indica não haver competição interespecífica, valores de RCI < 0, o desempenho da planta alvo é melhor em crescimento com o competidor do que sozinho, e, RCI > 0, a planta alvo cresce melhor sozinha do que em crescimento com a competidora. **A** – RCIc aéreo; **B** – RCIc das raízes; **C** – RCIc total das plantas.

Para a intensidade de competição relativa das biomassas finais comparadas com as iniciais (RCIi), houve efeito significativo das espécies sobre a biomassa aérea (Tabela 1), com valores maiores para *U. arrecta* nos tratamentos de 10 e 20 dias de seca (Figura 6A), indicando que a espécie invasora cresce mais em competição intraespecífica do

que quando submetida à competição interespecífica. Entretanto, não houve efeito significativo da seca nem da interação entre seca e espécies (Tabela 1). Para o RCI<sub>i</sub> da raiz, não houve efeito das espécies, dos níveis de seca nem tampouco da interação entre espécies e níveis de seca (Tabela 1; Figura 6B). Para o RCI<sub>i</sub> da biomassa total, não houve efeito significativo das espécies, dos níveis de seca nem da interação entre ambos (Tabela 1; Figura 6C).



**Figura 6** - Intensidade de competição relativa (RCI) ( $\pm$  erro padrão), para os tratamentos em competição de *Urochloa* (Azul) e de *Hymenachne* (Rosa), em três diferentes níveis de seca (10 dias, 20 dias de seca e a biomassa inicial). RCI = 0 indica não haver competição interespecífica, valores de RCI < 0, o desempenho da planta alvo é melhor em crescimento com o competidor do que sozinho, e, RCI > 0, a planta alvo cresce melhor sozinha do que em crescimento com a competidora. **A** – RCI<sub>i</sub> Parte Aérea; **B** – RCI<sub>i</sub> Raiz; **C** – RCI<sub>i</sub> Total das Plantas.

#### 4 DISCUSSÃO

Os resultados corroboram a hipótese de que *U. arrecta* possui maior resiliência que *H. pernambucensis* quando submetida a eventos de seca de 10 dias. E mesmo após 20 dias de seca, os valores de biomassa da espécie invasora se aproximaram mais da biomassa obtida durante todo o experimento (R<sub>c</sub>) e da biomassa inicial (R<sub>i</sub>), demonstrando a alta resiliência a seca desta espécie também em períodos de seca mais prolongados. Em conjunto, esses resultados indicam um crescimento mais acelerado por parte da espécie invasora, que consegue se desenvolver e se recuperar do estresse.

Simultaneamente, a seca de 10 dias favoreceu o crescimento de *U. arrecta*, pois seu crescimento superou o controle (não submetido a nenhum estresse de seca) nesse tratamento. Portanto, secas rápidas, ou, frequentes podem facilitar o estabelecimento de *U. arrecta*, uma vez que a seca afeta negativamente o crescimento da espécie de planta nativa. Em contraste, nossa predição de que a espécie invasora é superior competitivamente à nativa independentemente do estresse da seca não foi suportado, pois *U. arrecta* apresentou melhor performance nas monoculturas do que nas policulturas. Assim, o sucesso dessa espécie invasora em vários ecossistemas aquáticos pode ser atribuído à sua capacidade de regeneração a estresses, como o da seca, mas não à competição com essa espécie nativa, durante o estresse. É válido lembrar que *U. arrecta* supera competitivamente outras espécies nativas em diferentes cenários (Michelan et al., 2018). Isso pode indicar que, durante períodos de estresse a espécie invasora aloca recursos para manter o crescimento e reduz suas taxas competitivas, ao passo que a espécie nativa mantém seu ritmo normal. Portanto, se esses estresses se tornarem mais frequentes, *U. arrecta* terá maiores chances de invadir e expandir sua área geográfica.

Considerando a resiliência em relação à biomassa inicial ( $R_i$ ), observa-se que a biomassa de *U. arrecta* superou sua biomassa inicial, tanto em 10 dias como em 20 dias de seca. A nativa *H. pernambucensis*, também cresceu mais que a sua biomassa inicial no período de 10 dias de seca, porém com 20 dias de seca se manteve similar a sua biomassa inicial. Isso reforça o indicativo de resistência e resiliência superiores a seca por parte da espécie invasora, bem como de um crescimento mais acelerado dessa espécie, quando comparada à espécie nativa. Essa elevada capacidade de regeneração após estresse provocado pela seca pode explicar a elevada dominância de *U. arrecta* observada em vários ecossistemas (Cronk & Fennessy, 2001; Michelan et al., 2010b; De Amorim et al., 2015; Paudel et al., 2018), especialmente em reservatórios de hidroelétrica que possuem seu nível de água artificialmente controlado. Esses resultados também são congruentes com a observação de que *U. arrecta* se recuperou de secas prolongadas em reservatórios no sul do Brasil (Thomaz et al., 2009).

Para a raiz apenas o  $R_i$  foi diferente para as espécies, sendo que *U. arrecta* maior recuperação de raízes (em relação à biomassa inicial), dando indicativos de alta resiliência desta espécie para esse atributo. O rápido desenvolvimento de raízes indica uma grande capacidade de busca por água em situações de seca (Hoogenboom et al.,

1987; Hirasawa, 1994). De mesmo modo, pode indicar uma característica inerente da espécie de apresentar raízes numerosas, que em casos de seca podem vir a trazer vantagens para a espécie (Hirasawa, 1994; Ying, 2005; Manavalan et al., 2009). Foi possível observar que a espécie nativa também cresceu mais que sua biomassa inicial, porém não teve um crescimento tão vigoroso quanto *U. arrecta*. Isso pode decorrer da baixa capacidade da espécie de gerar raízes ou a sua capacidade de produzir raízes menos volumosas, pois espécies diferentes respondem de forma particular a um estresse de seca (Ito et al., 2006).

A resiliência medida pelo comprimento dos caules comparados ao comprimento ao final do experimento ( $R_c$ ) só foi afetada pelos níveis de seca, pois ambas as espécies alongaram menos na seca mais prolongada. Porém, para a resiliência em relação ao comprimento do início do experimento ( $R_i$ ), *U. arrecta* se alongou mais do que *H. pernambucensis*. Os comprimentos superiores ao controle (indicados pelos valores de  $R_c$  e  $R_i$  maiores que 1 especialmente em *U. arrecta*) indicam que no início da seca as plantas alocaram recursos para estiolamento a fim de encontrarem corpos d'água, tendo em vista que uma das suas formas de reprodução é por estolões (Michelan et al., 2010b, Evert & Eichhirn, 2014). Porém, o estresse provocado por uma seca mais prolongada foi mais acentuado sobre esse atributo. Ainda assim, é possível observar que *U. arrecta* cresceu mais em comprimento que seu controle em 10 dias de seca, fornecendo outro indício de que uma seca curta é vantajosa para esta espécie.

Considerando que a  $R_i$  reflete o crescimento em relação à biomassa registrada antes do início do período de seca, enquanto a  $R_c$  reflete a acréscimo na biomassa em relação à biomassa ao final do experimento, os valores de biomassa bastante superiores à biomassa inicial (valores de  $R_i$ ) indicam que a espécie invasora tem crescimento mais acentuado no início da regeneração da seca. 60 dias após o término da seca, a espécie nativa alcança uma recuperação em crescimento da biomassa das raízes e do comprimento, semelhante à invasora. Porém, isso a espécie invasora teve resiliência superior à seca, registrando maior biomassa total e aérea que a espécie nativa, tanto em relação ao  $R_c$  como  $R_i$ .

O  $R_i$  da relação raiz/parte aérea foi diferente para as espécies, com a espécie invasora investindo mais no crescimento de raízes em relação às partes aéreas do que a espécie nativa. É comum em períodos de seca um crescimento maior e mais acelerado das raízes, uma estratégia que aumenta a capacidade de absorver água do solo (Huck et



al., 1983; Kaspar et al., 1984; Hoogenboom et al., 1987). Porém, a espécie invasora demonstrou uma resposta mais evidente ao estresse, pois ela desenvolveu de 3 a 6 vezes mais biomassa de raízes do que aquela encontrada antes do estresse, enquanto para a espécie nativa esse aumento foi inferior a duas vezes. Isso demonstra uma maior capacidade de alocação de recursos para gerar raízes em *U. arrecta* que por sua vez, pode refletir em uma melhor captação de água e, assim, uma maior resistência e resiliência a este tipo de estresse (Hirasawa, 1994; Ying, 2005; Manavalan et al., 2009).

Ambas as intensidades de competição relativas (RCIc e RCIi) da parte aérea foram diferentes apenas para as espécies, com os valores de RCI de *U. arrecta* mais elevados do que os de *H. pernambucensis*. Isso indica que a espécie invasora é negativamente afetada pela espécie nativa quando em competição, apresentando maior crescimento quando cresce sob competição intraespecífica. Isso indica que um ambiente colonizado por outras espécies nativas bem estabelecidas poderiam servir como filtros ambientais para a invasão de *U. arrecta* (Rahel, 2002). Um outro fator que pode ter contribuído para que *U. arrecta* tenha apresentado uma performance inferior é o de que, ao contrário do esperado, a espécie invasora apresente uma capacidade inferior a nativa de captar nutrientes, o que limitaria seu desenvolvimento e tornaria mais difícil sua convivência em policultura do que em monocultura. Outra possibilidade ainda, é o papel da disponibilidade de luz, em que, já é sabido que *U. arrecta* não se desenvolve bem em locais com pouca luminosidade (Evangelista et. al., 2016). Nesse sentido, ressalta-se que a espécie *H. pernambucensis* cresce de forma vertical, ao passo que *U. arrecta* cresce de modo horizontal, por meio de estolões. Essa diferença morfológica pode dar uma vantagem para a espécie nativa na competição por luminosidade, pois esta conseguiria captar luz com maior facilidade, ao mesmo tempo em que sombrearia a espécie invasora, principalmente em meio aos bancos de macrófitas.

Em suma, realizamos algumas ressalvas aos resultados. Primeiramente, o experimento restringiu-se a um período relativamente curto (quatro meses) e em condições de mesocosmos. Também, foram testados apenas indivíduos já estabelecidos, e o efeito do estresse hídrico pode ser mais severo sobre os propágulos dessas espécies. Além disso, usamos como controle somente uma espécie nativa, não sendo possível afirmar se as conclusões desse experimento se aplicam a outras espécies. Por exemplo, há evidências robustas obtidas *in situ* de que *U. arrecta* reduz a diversidade de espécies nativas, podendo inclusive eliminar várias destas espécies localmente (Michelan et al.,

2010; Fernandes et al., 2013; De Amorim et al., 2015). As conclusões apontam para a melhor performance competitiva de *U. arrecta*, que de fato pode ser real para várias outras espécies nativas não testadas no nosso experimento, ou ainda, como evidenciamos, à sua maior capacidade de se recuperar de distúrbios, gerando uma vantagem no início da recuperação. Assim, testes experimentais de competição desenvolvidos in situ envolvendo várias outras espécies nativas são necessárias para conclusões mais robustas sobre o efeito de *U. arrecta* sobre espécies nativas e sobre como esses efeitos se expressam diante de fatores estressantes.

Conclui-se que a espécie invasora *U. arrecta* apresenta maior resiliência a secas do que a espécie nativa *H. pernambucensis*. Entretanto, a espécie nativa demonstrou maior habilidade competitiva, quando frente a um estresse de seca. Portanto, a presença de espécies nativas pode servir de filtro biológico e reduzir as taxas de invasão, ou até mesmo evitar que esta espécie se estabeleça. Porém, a *U. arrecta* é muito resiliente ao distúrbio de seca, sendo esse um provável motivo para seu sucesso observado in situ. Considerando-se as projeções que apontam para um agravamento de extremos climáticos, com aumento de períodos de seca em várias regiões da América do Sul (Marengo et al., 2013), os resultados indicam que as espécies nativas possam ser substituídas por invasoras, como por exemplo *U. arrecta*. Ademais, depois de estar estabelecida, por ser mais resistente e resiliente aos distúrbios, somado a sua elevada capacidade de crescimento e acúmulo de biomassa (Carniatto et al., 2013), *U. arrecta* pode gerar um efeito cascata que faz com que essa espécie dificilmente possa ser controlada. Os resultados também indicam que o uso de secas para controlar *U. arrecta* não seria um método eficaz, tendo em vista que seriam vantajosos para ela, ao mesmo tempo que prejudicaria espécies nativas. Em conclusão, estudos que avaliem o papel da competição em outros estágios de desenvolvimento desta espécie seriam importantes para elucidar os reais motivos de seu domínio em vários ecossistemas neotropicais.

## REFERÊNCIAS

Allison, G. (2004). The Influence Of Species Diversity And Stress Intensity On Community Resistance And Resilience. *Ecological Monographs*, 74(1), 117–134. doi:10.1890/02-0681

- Bando, F. M.; Michelan, T. S.; Thomaz, S. M. (2016). Propagule success of an invasive Poaceae depends on size of parental plants. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 28, e23. <http://dx.doi.org/10.1590/s2179-975x2216>
- Barrat-Segretain, M.-H., & Cellot, B. (2007). Response of invasive macrophyte species to drawdown: The case of *Elodea* sp. *Aquatic Botany*, 87(4), 255–261. doi:10.1016/j.aquabot.2007.06.009
- Carniatto, N., Thomaz, S. M., Cunha, E. R., Fugli, R., & Ota, R. R. (2013). Effects of an Invasive Alien Poaceae on Aquatic Macrophytes and Fish Communities in a Neotropical Reservoir. *Biotropica*, 45(6), 747–754. doi:10.1111/btp.12062
- Changnon, S. A. (1987). Detecting drought conditions in Illinois. Illinois State Water Survey, Champaign, Illinois, USA, Circular, 169, 1-36.
- Combroux, I. C. S., & Bornette, G. (2004). Propagule banks and regenerative strategies of aquatic plants. *Journal of Vegetation Science*, 15(1), 13–20. doi:10.1111/j.1654-1103.2004.tb02232.x
- Cronk, J. K., & Fennessy, M. S. (2001). *Wetland Plants: Biology and Ecology*. Lewis Publishers.
- Dahm, C. N., Baker, M. A., Moore, D. I., & Thibault, J. R. (2003). Coupled biogeochemical and hydrological responses of streams and rivers to drought. *Freshwater Biology*, 48(7), 1219–1231. doi:10.1046/j.1365-2427.2003.01082.x
- Davis, M. A. (2009). *Invasion biology*. Oxford University Press, New York.
- De Amorim, S. R., Umetsu, C. A., Toledo, D., Camargo, A. F. M. (2015). et al. Effects of a nonnative species of Poaceae on aquatic macrophyte community composition: A comparison with a native species. *Journal Of Aquatic Plant Management*. Vicksburg: Aquatic Plant Management Soc, Inc, 53, 191-196. Available in: <<http://hdl.handle.net/11449/161121>>
- Druyan, L. M. (1996). Drought. In Schneider, S. H. (ed.), *Encyclopedia of Climate and Weather*, Vol. 1. Oxford University Press, New York, USA, 256-259.
- Evangelista, H. B., Michelan, T. S., Gomes, L. C., & Thomaz, S. M. (2016). Shade provided by riparian plants and biotic resistance by macrophytes reduce the

establishment of an invasive Poaceae. *Journal of Applied Ecology*, 54(2), 648–656. doi:10.1111/1365-2664.12791

Evert, R. F., & Eichhorn, S. E. (2014). *Raven/Vegetal Biology*. 8<sup>o</sup> edition, Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 278-316.

Grigg, N. S. (1996). *Water Resources Management. Principles, Regulations, and Cases*. McGraw-Hill, New York.

Gurevitch, J., & Padilla, D. (2004). Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology & Evolution*, 19(9), 470–474. doi:10.1016/j.tree.2004.07.005

Hirasawa, T., Nakahara, M., Izumi, T., Iwamoto, Y., & Ishihara, K. (1998). Effects of Pre-Flowering Soil Moisture Deficits on Dry Matter Production and Ecophysiological Characteristics in Soybean Plants under Well Irrigated Conditions during Grain Filling. *Plant Production Science*, 1(1), 8–17. doi:10.1626/pp.1.8

Hoogenboom, G., Huck, M. G., & Peterson, C. M. (1987). Root Growth Rate of Soybean as Affected by Drought Stress. *Agronomy Journal*, 79(4), 607. doi:10.2134/agronj1987.00021962007900040004x

Huck, M. G., Ishihara, K., Peterson, C. M., & Ushijima, T. (1983). Soybean Adaptation to Water Stress at Selected Stages of Growth. *Plant Physiology*, 73(2), 422–427. doi:10.1104/pp.73.2.422 .

Ito, Y., Katsura, K., Maruyama, K., Taji, T., Kobayashi, M., Seki, M., ... Yamaguchi-Shinozaki, K. (2006). Functional Analysis of Rice DREB1/CBF-type Transcription Factors Involved in Cold-responsive Gene Expression in Transgenic Rice. *Plant and Cell Physiology*, 47(1), 141–153. doi:10.1093/pcp/pci230

Jiménez, M. A., Jaksic, F. M., Armesto, J. J., Gaxiola, A., Meserve, P. L., Kelt, D. A., & Gutiérrez, J. R. (2011). Extreme climatic events change the dynamics and invasibility of semi-arid annual plant communities. *Ecology Letters*, 14(12), 1227–1235. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01693.x

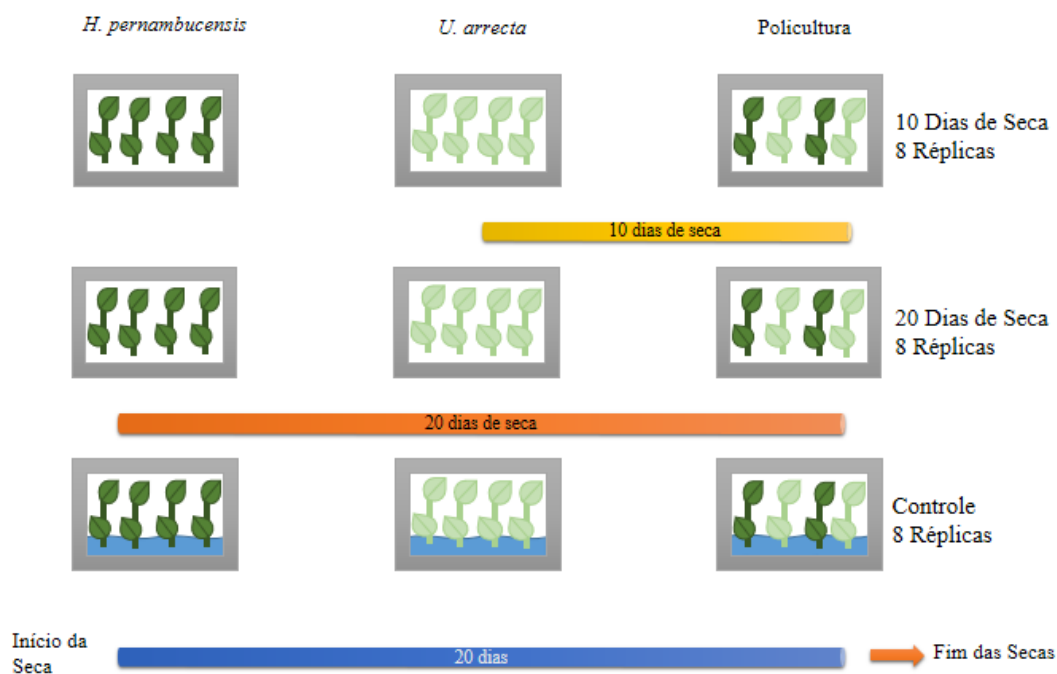
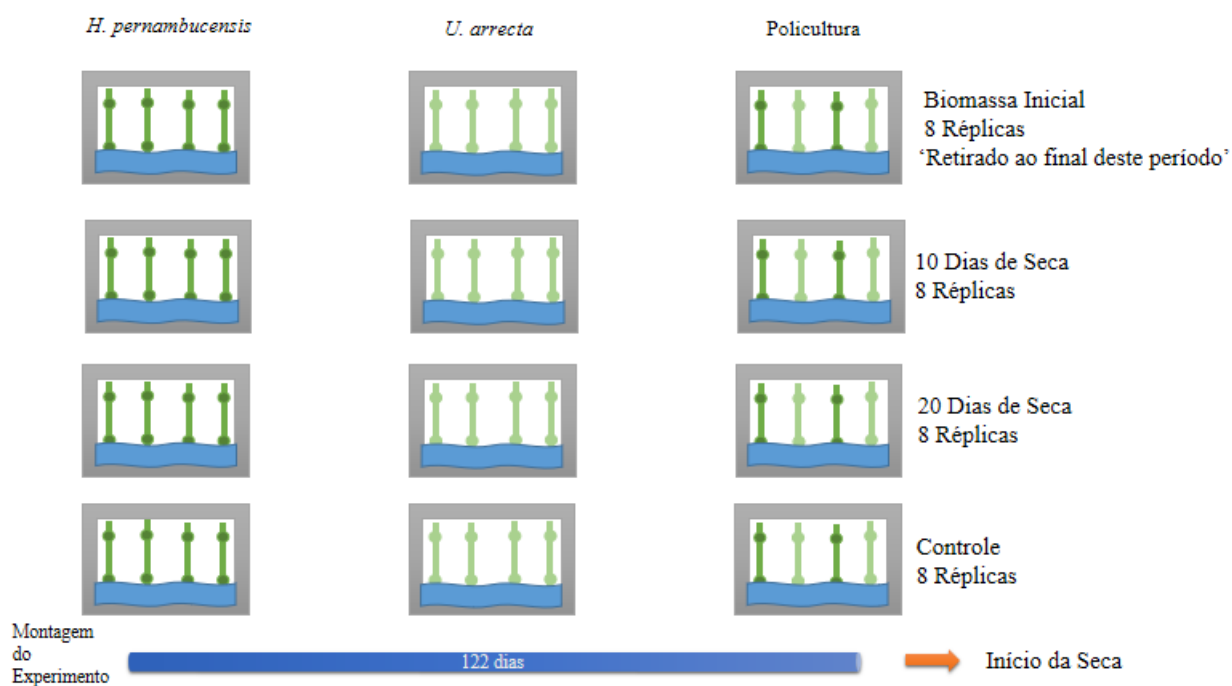
Kaspar, T. C., Taylor, H. M., & Shibles, R. M. (1984). Taproot-Elongation Rates of Soybean Cultivars in the Glasshouse and Their Relation to Field Rooting Depth 1. *Crop Science*, 24(5), 916–920. doi:10.2135/cropsci1984.0011183x002400050021x

- Kolar, C. S., Lodge, D. M., 2000. Freshwater non-indigenous species: interactions with other global changes. In *Invasive Species in a Changing World*, ed.H. A. Mooney, R. J. Hobbs, 3-30. Washington, DC: Island.
- Liu, Y., Gai, J. Y., Lu, H. N., Wang, Y. J., & Chen, S. Y. (2005). Identification of drought tolerant germplasm and inheritance and QTL mapping of related root traits in soybean (*Glycine max* (L.) Merr.). *Acta Genetica Sinica*, 32(8), 855-863.
- Manavalan, L. P., Guttikonda, S. K., Phan Tran, L.-S., & Nguyen, H. T. (2009). Physiological and Molecular Approaches to Improve Drought Resistance in Soybean. *Plant and Cell Physiology*, 50(7), 1260–1276. doi:10.1093/pcp/pcp082 .
- Marengo J.A., Valverde, M.C., Obregon, G.O. (2013). Observed and projected changes in rainfall extremes in the Metropolitan Area of São Paulo. *Climate Research*, 57(1), 61-72. doi: 10.3354/cr01160
- Michelan, T. S., Thomaz, S. M., Bando, F. M., & Bini, L. M. (2018). Competitive Effects Hinder the Recolonization of Native Species in Environments Densely Occupied by One Invasive Exotic Species. *Frontiers in Plant Science*, 9. doi:10.3389/fpls.2018.01261 .
- Michelan, T. S., Thomaz, S. M., Carvalho, P., Becker Rodrigues, R. And José Silveira, M., (2010b). Regeneration and colonization of an invasive macrophyte grass in response to desiccation. *Natureza & Conservação*, 8(2), 133-139. doi: 10.4322/natcon.00802005
- Michelan, T. S., Thomaz, S. M., Mormul, R. P., & Carvalho, P. (2010a). Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Freshwater Biology*, 55(6), 1315–1326. doi:10.1111/j.1365-2427.2009.02355.x
- Mooney, H. A., & Cleland, E. E. (2001). The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(10), 5446–5451. doi:10.1073/pnas.091093398
- Mulder, C. P. H., Uliassi, D. D., & Doak, D. F. (2001). Physical stress and diversity-productivity relationships: The role of positive interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(12), 6704–6708. doi:10.1073/pnas.111055298

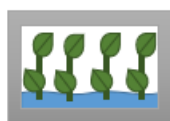
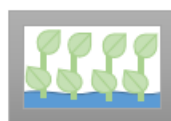
- Netten, J. J. C., Arts, G. H. P., Gylstra, R., van Nes, E. H., Scheffer, M., & Roijackers, R. M. M. (2010). Effect of temperature and nutrients on the competition between free-floating *Salvinia natans* and submerged *Elodea nuttallii* in mesocosms. *Fundamental and Applied Limnology*, 177(2), 125–132. doi:10.1127/1863-9135/2010/0177-0125
- Paudel, S., Milleville, A., & Battaglia, L. L. (2018). Responses of Native and Invasive Floating Aquatic Plant Communities to Salinity and Desiccation Stress in the Southeastern US Coastal Floodplain Forests. *Estuaries and Coasts*, 41(8), 2331–2339. doi:10.1007/s12237-018-0419-2
- R CORE TEAM. (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rahel, F. J. (2002). Homogenization of Freshwater Faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 291–315. doi:10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150429
- Rejmánek, M. et al., 2005. Ecology of invasive plants: State of the art. In: Moody H. A. et al. (Ed.). *Invasive alien species: a new synthesis*. Washington: Island Press, 104-162.
- Ricklefs, R. E. (2010). *A Economia da Natureza*. 6° ed. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan.
- Riis, T. (2008). Dispersal and colonisation of plants in lowland streams: success rates and bottlenecks. *Hydrobiologia*, 596(1), 341–351. doi:10.1007/s10750-007-9107-0
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., ... Weller, S. G. (2001). The Population Biology of Invasive Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32(1), 305–332. doi:10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114037
- Santamaría, L. (2002). Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecologica*, 23(3), 137–154. doi:10.1016/s1146-609x(02)01146-3
- Smith, S. D., Huxman, T. E., Zitzer, S. F., Charlet, T. N., Housman, D. C., Coleman, J. S., ... Nowak, R. S. (2000). Elevated CO<sub>2</sub> increases productivity and invasive species success in an arid ecosystem. *Nature*, 408(6808), 79–82. doi:10.1038/35040544

- Steiner, C. F., Long, Z. T., Krumins, J. A., & Morin, P. J. (2006). Population and community resilience in multitrophic communities. *Ecology*, 87(4), 996–1007. doi:10.1890/0012-9658(2006)87[996:pacrim]2.0.co;2
- Strayer, D. L. (2010). Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology*, 55, 152–174. doi:10.1111/j.1365-2427.2009.02380.x
- Teuton, T. C., Brecke, B. J., Unruh, J. B., MacDonald, G. E., Miller, G. L., & Ducar, J. T. (2004). Factors affecting seed germination of tropical signalgrass (*Urochloa subquadriflora*). *Weed Science*, 52(3), 376-381.
- Thomaz, S. M., Carvalho, P., Mormul, R. P., Ferreira, F. A., Silveira, M. J., & Michelan, T. S. (2009). Temporal trends and effects of diversity on occurrence of exotic macrophytes in a large reservoir. *Acta Oecologica*, 35(5), 614–620. doi:10.1016/j.actao.2009.05.008
- Trenberth, K. E., Jones, P. D. et al. (2007). Observations: surface and atmospheric climate change. In: Solomon, S., Qin, D. et al. (ed) *Climate change 2007: the physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change* Cambridge University Press, Cambridge, and New York, NY.
- Weigelt, A., & Jolliffe, P. (2003). Indices of plant competition. *Journal of Ecology*, 91(5), 707–720. doi:10.1046/j.1365-2745.2003.00805.x
- Wenger, S. J., Isaak, D. J., Luce, C. H., Neville, H. M., Fausch, K. D., Dunham, J. B., ... Williams, J. E. (2011). Flow regime, temperature, and biotic interactions drive differential declines of trout species under climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(34), 14175–14180. doi:10.1073/pnas.1103097108.

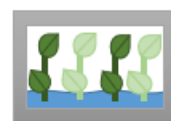
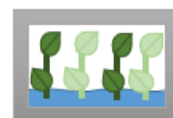
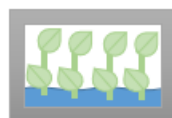
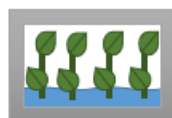
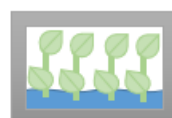
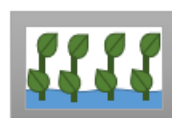
**APÊNDICE** - Metodologia que retrata como foi realizada a montagem e o funcionamento do experimento.





*H. pernambucensis**U. arrecta*

Policultura

10 Dias de Seca  
8 Réplicas20 Dias de Seca  
8 RéplicasControle  
8 RéplicasFim das  
Secas

90 dias

Fim do Experimento