



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

GABRIELA CASSIA ZANON REINAS

**Alteração da concentração de nutrientes causada por *P. ambrosettii* afeta
relação entre macrófita invasora *H. verticillata* e nativa *E. najas*: uma
abordagem experimental**

Maringá
2021

GABRIELA CASSIA ZANON REINAS

Alteração da concentração de nutrientes causada por *P. ambrosettii* afeta relação entre macrófita invasora *H. verticillata* e nativa *E. najas*: uma abordagem experimental

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.

Orientadora: Dr.^a Andréa Bialetzki
Coorientadora: Dr.^a Jislaine Cristina da Silva

Maringá
2021

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

R364a Reinas, Gabriela Cassia Zanon, 1996-
Alteração da concentração de nutrientes causada por *P. ambrosettii* afeta relação entre macrófita invasora *H. verticillata* e nativa *E. najas* : uma abordagem experimental / Gabriela Cassia Zanon Reinas. -- Maringá, 2021.
35 f. : il. (algumas color.)
Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)-- Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2021.
Orientadora: Dr.^a Andréa Bialetzki.
Coorientadora: Dr.^a Jislaine Cristina da Silva.
1. *Pterygoplichthys ambrosettii* (Holmberg, 1893) (Siluriformes: Loricariidae) "cascudo blindado" - Nutrientes - Concentração - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle, 1839 (Hydrocharitaceae) "hydrilla" - Facilitação, Mecanismos de - Nutrientes - Concentração - Interação - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 3. *Egeria najas* Planchon (Hydrocharitaceae) "Iodinho branco" - Facilitação, Mecanismos de - Nutrientes - Concentração - Interação - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 4. Macrófitas aquáticas invasoras - Facilitação, Mecanismos de - Nutrientes - Concentração - Interação - Planície de inundação - Alto rio Paraná. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD23. ed. – 597.49171809816

GABRIELA CASSIA ZANON REINAS

Alteração da concentração de nutrientes causada por *P. ambrosettii* afeta relação entre macrófita invasora *H. verticillata* e nativa *E. najas*: uma abordagem experimental

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

Dr.^a Andréa Bialezki
Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Dr.^a Taise Miranda Lopes
Universidade Estadual de Maringá (Pós-doutoranda PEA/UEM)

Prof. Dr. Mario Luís Orsi
Universidade Estadual de Londrina (UEL)

Prof. Dr. Hugo José Message (Suplente)
Universidade Estadual de Maringá (DBI/UEM)

Prof. Dr. Matheus Tenório Baumgartner (Suplente)
Universidade Federal de Goiás (UFG)

Aprovada em: 28 de julho de 2021.

Local de defesa: Realizado em *home office*, via acesso remoto por videoconferência pelo aplicativo Google Meet, no endereço eletrônico meet.google.com/awa-tbrg-iyi devido a situação do Covid-19.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, por estar do meu lado e não me deixar desistir nunca;
A minha terapeuta e amiga Kátia, que foi meu apoio e minha sanidade em muitos momentos;
A minha mãe, por ser não só uma mãe, mas minha amiga e confidente;
Ao meu pai, que sempre acreditou em mim e me apoiou;
Agradeço ao PELD/CNPq-UEM – Sítio 6 – e o PROEX/PEA pelo financiamento das coletas na planície do alto rio Paraná e compras do material biológico;
Agradeço ao CNPq, pela concessão da bolsa;
Agradeço ao PEA e a todos os funcionários e professores, principalmente a Bete, que sempre com muita gentileza, está disposta a nos ajudar, e está sempre a frente para que tudo se alinhe no PEA;
Agradeço à minha orientadora Andréa Bialezki e a minha coorientadora Jislaine C. Silva, por serem duas mulheres cientistas incríveis, que além de me inspirarem como pesquisadora, me ensinaram muito desde a graduação; e a todo o pessoal do laboratório: Eliana, Miro, Rafa, Joyce, Du, Conrado, Manu, Marcinha, que sempre estiveram lá e que estão fazendo muita falta durante esse período de distanciamento;
A Ji também agradeço pelo total apoio que me dá desde a graduação, aguenta meus surtos as vezes, me ajuda a me tornar uma pesquisadora melhor. Aprendi e aprendo muito com você Ji; Um agradecimento especial ao Miro, que foi um verdadeiro mentor de experimento. Eu jamais teria conseguido sem ele para me apoiar. Obrigada por ter ido buscar peixes comigo, por limpar as caixas no T10, montando o experimento, consertado caixas quebradas, e tantos outros perrengues que sem você eu não teria resolvido;
Obrigada Tato, Tião, Tuti, Gazo, seu Ni, Danilo e Matheus, por terem coletado 300kg de sedimento do fundo da lagoa para uma menina que vocês mal conheciam, para fazer um certo experimento; especialmente ao Tato e Tião, que estavam lá sempre que eu precisava coletar um raminho de macrófita, sempre dispostos a me ajudar no que eu precisasse;
Ao João, que me acompanhava nos domingos durante as coletas do experimento, quando todos estavam com suas famílias e nós estávamos lá filtrando amostras;
Ao Ranulfo, que mesmo em meio a pandemia, topou me ajudar nas análises de 10,000 amostras (ou pelo menos pareceu esta quantidade), ao som de muita música pop e muitas risadas, de onde surgiu uma amizade;
A Dani Petsch, Taise, Jean e Diego, que além da Ji me ajudaram muito com as análises, em especial Jean, que desvendou meus dados quando eu acreditei não terem jeito;
Aos meus amigos do mestrado, principalmente Mito, João, Mel, Hugo, Aleixo, Fer, Carol, Bárbara, que sempre estavam presentes e me dando apoio. Alguns conheço desde a graduação, e outros tive a felicidade de conhecer no mestrado, e quero levar para a vida;
Aos meus amigos Lu e Dê, pelo apoio, conversas, desabafos e risadas;
As Fus, por serem meu porto seguro em forma de amigos;
A Isa e Sayuri, que estão do meu lado a tanto tempo que já são parte de mim;
Ao Panquequinha, Vivi, Joy e Tinho, que são meus bens preciosos, e que me arrancam sorrisos até nos momentos mais difíceis;
Ao meu amor e parceiro Renan. Não consigo expressar em palavras o que você representa para mim. Eu nunca teria conseguido sem você. Muito obrigada.
Provavelmente eu esqueci de alguém, pois foram tantas pessoas que estavam dispostas a me ajudar que não tem como colocar em uma página. Serei eternamente grata.

Alteração da concentração de nutrientes causada por *P. ambrosettii* afeta relação entre macrófita invasora *H. verticillata* e nativa *E. najas*: uma abordagem experimental

RESUMO

Espécies invasoras podem impactar negativamente o ambiente invadido. Frequentemente, estas espécies possuem características biológicas que beneficiam outras não nativas e facilitam sua invasão, portanto conhecer os mecanismos de facilitação entre invasoras é essencial para mitigar os danos ao ecossistema. Desta forma, neste estudo testamos a hipótese de que *Pterygoplichthys ambrosettii*, um cascudo invasor, com hábitos que podem alterar as concentrações de nutrientes (fósforo e nitrogênio) na coluna d'água, afeta positivamente o crescimento de uma espécie de macrófita invasora em detrimento de uma nativa, caracterizando a facilitação ecológica entre espécies invasoras. Para isso um experimento foi conduzido, utilizando a macrófita invasora *Hydrilla verticillata* e a nativa *Egeria najas*, na presença e ausência de *P. ambrosettii* (bem como ambas coocorrendo na presença e ausência do peixe), todos com ocorrência registrada na planície de inundação do alto rio Paraná. Os tratamentos com *P. ambrosettii* apresentaram menor quantidade de oxigênio dissolvido, maiores valores para a condutividade elétrica, clorofila-*a*, fósforo total (TP) e nitrogênio inorgânico (NI). A biomassa das macrófitas foi significativamente maior nos tratamentos de monocultura com peixe, sendo este efeito mais intenso para *H. verticillata*. Quando juntas na ausência de *P. ambrosettii*, *H. verticillata* apresentou maior biomassa que *E. najas*, mas com a presença do peixe, as espécies não diferiram em sua biomassa, sugerindo que a alta concentração de nutrientes torna possível a coexistência das macrófitas. Os resultados encontrados se mostram úteis para o conhecimento da biologia destas espécies invasoras, assim como para futuras ações de manejo em pequenos *habitats* onde estas coocorrem.

Palavras-chave: Cascudo. Espécies invasoras. Facilitação. Nutrientes. Macrófitas submersas.

Alteration in nutrient concentration caused by *P. ambrosettii* affects relationship between invasive macrophyte *H. verticillata* and native *E. najas*: an experimental approach

ABSTRACT

Non native species can negatively affect the invaded environment. Often, these species have biological characteristics that benefit other non natives and facilitate their invasion, so knowing the facilitation mechanisms between invaders are useful to mitigate their damage to the ecosystem. Thus, in this study we tested the hypothesis that *Pterygoplichthys ambrosettii*, a non native catfish, has habits that can alter nutrient concentrations (phosphorus and nitrogen) in the water column, and positively affect the growth of an invasive macrophyte species in detriment of a native one, characterizing ecological facilitation among invasive species. Therefore, an experiment was conducted with six treatments and four replicas, using the invasive macrophyte *Hydrilla verticillata* and the native *Egeria najas*, in the presence and absence of *P. ambrosettii*, all with occurrence recorded in the upper Paraná River floodplain. The results showed that the treatments with *P. ambrosettii* had a lower amount of dissolved oxygen, higher electrical conductivity, higher concentration of chlorophyll-*a*, total phosphorus (TP) and inorganic nitrogen (NI). Macrophyte biomass was significantly higher in monoculture treatments with fish, with this effect being more intense for *H. verticillata*. When in the same treatment, in the absence of *P. ambrosettii*, *H. verticillata* showed greater biomass than *E. najas*, but with the fish presence, the macrophyte species did not differ in their biomass, indicating that the high concentration of nutrients makes the coexistence of these macrophytes possible. The results found will be useful for future actions to manage invasive species, especially in habitats where they co-occur.

Keywords: Armored catfish. Invasive species. Facilitation. Nutrients. Submerse macrophytes.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Biological Invasions*. Disponível em: <https://www.springer.com/journal/10530/submission-guidelines#Instructions%20for%20Authors_Paper%20Categories>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	8
2	METODOLOGIA	11
2.1	Desenho experimental	11
2.2	Análises de dados	14
3	RESULTADOS	16
3.1	Variáveis abióticas	16
3.2	Concentração de nutrientes (NI e TP)	17
3.3	Biomassa das macrófitas	19
4	DISCUSSÃO	22
	REFERÊNCIAS	27

1 INTRODUÇÃO

Considerada um dos principais problemas ambientais do Antropoceno (Masters e Sheley 2001; Drake e Lodge 2004; De Roy et al. 2013; Capinha et al. 2015), a invasão biológica, que se refere à chegada de uma espécie em uma localidade fora de sua distribuição original (Williamson e Griffiths 1996), é um processo que ocorre naturalmente há milhões de anos, e desempenha um papel determinante na composição da atual biota terrestre (Vermeij 1991). Porém, o início da colonização humana e, subsequente, a globalização (Bertelsmeier et al. 2017) acelerou e intensificou os processos naturais que contribuíram para a dispersão de espécies além de seu ambiente nativo, redefinindo a biogeografia de diversas espécies e levando as invasões biológicas a atingirem proporções desastrosas (Lodge 1993; Ricciardi 2007; Capinha et al. 2015). A previsão para o futuro é que, quanto maior o desenvolvimento socioeconômico mundial, maior será o número de espécies ocorrendo fora de seu *habitat* nativo (Vitousek et al. 1996; Casimiro et al. 2018; Sardain et al. 2019), causando diversos danos biológicos (Galiana et al. 2014; Kumschick et al. 2015; Vilà e Hulme 2017) e econômicos (Knowler 2005; Bradshaw et al. 2016; Diagne et al. 2020) nos ambientes invadidos.

Estima-se que os ambientes de água doce sejam os mais atingidos pela introdução de espécies (Ricciardi 2006; Strayer 2010; Gubiani et al. 2018), devido ao alto nível de impactos antrópicos que atingem estes *habitats* (poluição, lazer, exploração de recursos, pesca intensa, construção de barragens, secas e cheias desbalanceadas e soltura de espécies de aquário), tornando-os extremamente susceptíveis ao estabelecimento de espécies não nativas (Gallardo e Aldridge 2018; Chapman et al. 2020; Rabuffetti et al. 2021). Entre as alterações causadas por estas espécies, que frequentemente possuem alto potencial de invasão e estabelecimento na região invadida (García-Berthou et al. 2005), estão incluídas mudanças no padrão genético de populações (Walters et al. 2008; Wu et al. 2011; Vitule et al. 2021), além de impactos sobre toda a comunidade, como perda da biodiversidade (Britton e Orsi 2012; Orsi e Britton 2014), de funções ecossistêmicas (Gilioli et al. 2017) e alteração do fluxo de energia e ciclos biogeoquímicos (Cucherousset e Olden 2011). Estas alterações, muitas vezes imprevisíveis que uma espécie não nativa pode trazer ao ecossistema, tornam o controle e o manejo um enorme desafio. Desta maneira, compreender a biologia das invasoras e sua interação com a comunidade local é de extrema importância para prever e mitigar possíveis prejuízos ecológicos da invasão (Busst e Britton 2017; Ricciardi et al. 2017).

Com o aumento expressivo da distribuição de espécies não nativas e o aprofundamento dos estudos, surge a necessidade de se reconsiderar algumas teorias consideradas certas para a biologia de invasões. A teoria de resistência biótica por exemplo (Elton 1958), que afirma que a biodiversidade de um ecossistema está diretamente relacionada a sua resistência contra o estabelecimento de espécies exóticas não pode ser considerada uma regra, pois além de relações antagônicas entre espécies invasoras e nativas, como a competição e predação, ocorrem também relações de facilitação (Lucero et al. 2019; Cavieres 2021). Neste cenário, a espécie invasora fornece vantagens para a nativa ou vice-versa, promovendo o sucesso no estabelecimento desta, e possível potencialização da invasão (Simberloff e VonHolle 1999; Richardson et al. 2000; Braga et al. 2018). Ainda, duas ou mais invasoras podem apresentar efeitos sinérgicos entre si, como no modelo conhecido como “Invasional meltdown” (Simberloff e VonHolle 1999), o qual é extremamente prejudicial para a biota nativa, pois neste caso o efeito de ambas será potencializado (Garcia et al. 2019).

Na literatura, existem muitas controvérsias quando o assunto são as relações positivas entre espécies invasoras. Autores que afirmam que as relações antagônicas são mais comuns (Jackson 2015), não descartam a importância das interações positivas, pois nestes casos os impactos ao ambiente e às espécies nativas podem ser ainda maiores (Simberloff e VonHolle 1999, Ricciardi 2001). Ao mesmo tempo que novos estudos trazem informações sobre as relações de facilitação entre invasoras (Adams et al. 2003; Bourgeois et al. 2005; Simberloff 2006; Flory e Bauer 2014), o debate sobre o assunto aumenta, suscitando novas abordagens sobre o entendimento deste tipo de relação e seu papel preditivo das invasões biológicas (Richardson et al. 2000; Simberloff 2006). Neste contexto, também é importante contemplar as interações, tanto entre as espécies invasoras, quanto entre as invasoras e nativas, proporcionando a melhor compreensão da rede de interações entre espécies coocorrentes (Kuebbing e Nuñez 2016).

A planície de inundação do alto rio Paraná é um ambiente intensamente afetado por ações antrópicas. Esta região foi intensamente afetada pela inundação da barreira natural dos Saltos de Sete quedas para construção da UHE de Itaipu, além da construção do Canal da Piracema, ligando o rio Paraná abaixo desta UHE ao reservatório da barragem, o que permitiu a conexão entre províncias ictiofaunísticas distintas. Estas ações possibilitaram o acesso de dezenas de espécies invasoras ao alto rio Paraná (Makrakis et al. 2007; Júlio-Júnior et al. 2009; Gois et al. 2015). Outras atividades antrópicas, como soltura de peixes exóticos em função do aquarismo (Júlio-Júnior et al. 2009) e a piscicultura intensa (Orsi e Agostinho 1999; Agostinho e Gomes 2005; Casimiro et al. 2018), também têm impactado intensamente

a planície, fazendo com que um número expressivo de sua biota seja composto por espécies invasoras (Gois et al. 2015; Souza et al. 2017; Ota et al. 2018; Reis et al. 2020). Um dos destaques é o cascudo-blindado, *Pterygoplichthys ambrosettii* (Holmberg, 1893) (Siluriformes: Loricariidae), que foi provavelmente introduzido localmente por meio do aquarismo (J.C. Silva, Dados não publicados) e encontra-se bem estabelecido e amplamente distribuído em todo o alto rio Paraná (Graça e Pavanelli 2007; Garcia et al. 2012, 2014; Nobile et al. 2018).

Compondo a flora da planície, diversas espécies de macrófitas invasoras também podem ser encontradas, com destaque para *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae), uma macrófita submersa considerada mundialmente uma das plantas mais invasivas nos ambientes aquáticos (Hussner 2012). Esta espécie invadiu praticamente todos os lagos dos EUA e foi documentada pela primeira vez no Brasil em 2005 (provavelmente introduzida por meio do aquarismo) (Thomaz et al. 2009). Foi chamada de “planta aquática perfeita” por Langeland (1996) graças aos seus diversos atributos adaptativos que a torna uma excelente competidora no meio aquático (Van et al. 1999), apresentando rápido crescimento e fácil dispersão (Bianchini Júnior et al. 2010), viabilidade dos propágulos durante longos períodos (Basiouny et al. 1978), pouca necessidade de luz (Haug et al. 2019) e tolerância tanto a baixas como a altas concentrações de nutrientes (Bellinger & Davis 2017; Al-Zurfi e Al-Tabatabai 2020). Estas características tornam *H. verticillata* uma espécie de interesse em estudos da biologia de invasões, devido aos inúmeros impactos que ela pode causar a espécies nativas semelhantes, como é o caso de *Egeria najas* (Hydrocharitaceae) (Hershner e Havens 2008; Sousa 2011). Atualmente, *H. verticillata*, encontra-se amplamente distribuída em todo o reservatório de Itaipu, e no Rio Paraná (Sousa et al. 2009; 2017), porém modelagens mostram que a tendência é que se torne cada vez mais abundante nos ambientes da América do Sul (Zhu et al. 2017).

Estudos realizados com espécies de *Pterygoplichthys* constataram que estas podem alterar drasticamente as concentrações de nutrientes (nitrogênio e fósforo) na água, devido a alguns hábitos como bioturbação do sedimento, em função do hábito bentônico e detritívoro, excreção e remineralização dos elementos, além de escavar margens para abrigo (Nico et al. 2009; Capps e Flecker 2013a, b). Alterações na dinâmica dos nutrientes na coluna d’água, podem afetar diretamente as macrófitas aquáticas, inclusive beneficiando seu crescimento (J.C. Silva, dados não publicados), pois estes nutrientes (principalmente o fósforo) são geralmente limitantes para os produtores primários (Marois et al. 2015). Outros parâmetros da água, como a concentração de oxigênio, turbidez e condutividade elétrica, que são modificados devido ao aumento da concentração de nutrientes, podem beneficiar algumas

espécies de plantas aquáticas mais resistentes a fatores adversos, como *H. verticillata* (J.C. Silva, dados não publicados), que demonstrou se sobressair em ambientes eutróficos (Bellinger e Davis 2017).

Diante deste contexto, foi testada a hipótese de que *P. ambrosettii* altera a dinâmica de nutrientes da coluna d'água (nitrogênio e fósforo), influenciando positivamente a produtividade do ecossistema e, conseqüentemente, o aumento de biomassa de duas espécies de macrófitas, uma invasora, *H. verticillata* e outra nativa, *E. najas*. Os objetivos foram: (i) avaliar os efeitos da presença de *P. ambrosettii* sobre as variáveis abióticas e concentração de nutrientes (fósforo total e nitrogênio inorgânico) da água; (ii) analisar se houve aumento da produtividade nos ambientes com *P. ambrosettii* (através da concentração de clorofila-*a*) em função da alteração na concentração de nutrientes; (iii) examinar o crescimento (biomassa) das plantas entre os tratamentos (presença e ausência de *P. ambrosettii*), em função da alteração de concentração de nutrientes; e (iv) investigar se o padrão de crescimento (biomassa) é consistente entre as macrófitas (invasora e nativa). Espera-se que os tratamentos com a presença de *P. ambrosettii* apresentem maior concentração de nutrientes, maior produtividade (clorofila-*a*) e maior aumento na biomassa das espécies de macrófitas. Espera-se também que *H. verticillata*, por ser uma melhor competidora, apresente maior crescimento em relação a *E. najas* nos ambientes com a presença de *P. ambrosettii*, caracterizando uma relação de facilitação entre espécies não nativas. Os resultados observados poderão ser de grande importância para elucidar questões ainda pouco esclarecidas sobre as espécies invasoras em questão, como os possíveis impactos de *P. ambrosettii* aos locais invadidos e a distribuição de *H. verticillata* na planície, além de ajudar a prever possíveis conseqüências futuras da invasão de *H. verticillata*, como a competição com outras Hydrocharitaceae, como *E. najas*.

2 METODOLOGIA

2.1 Desenho experimental

O estudo foi conduzido por um período de 30 dias, entre 03 de fevereiro de 2020 e 04 de março de 2020, no Laboratório de Ecologia Aplicada do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura-Nupélia/Universidade Estadual de Maringá.

Foram utilizados como unidades experimentais vinte e quatro mesocosmos com volume de 135 L, os quais receberam uma lâmina de 5 cm de sedimento, coletado na Lagoa das Garças, permanentemente conectada ao rio Paraná, cujo objetivo foi o de simular as

condições encontradas nos ambientes naturais. O sedimento foi coletado com pás, colocado em sacos plásticos e trazidos ao laboratório experimental, onde foram colocados no fundo de cada mesocosmo. Em seguida, estes foram abastecidos com água de poço semiartesiano e de abastecimento, até atingir o nível padronizado de 20 cm abaixo da borda das caixas. A água foi tratada com solução de tiosulfato de sódio (15 mL por aquário) para a neutralização do cloro, e inoculada com 250 mL de água proveniente também da lagoa das Garças. O volume de inoculação de 250mL foi considerado suficiente para aproximar a água das caixas as condições naturais das lagoas da planície após o período de aclimação das unidades experimentais.

As macrófitas submersas, *H. verticillata* (invasora) e *E. najas* (nativa), também foram coletadas em diferentes ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná, e transportadas em sacos plásticos até o laboratório experimental, onde foram plantadas em caixas de amianto contendo o sedimento e água da planície, onde ficaram por aproximadamente 30 dias. Previamente a montagem do experimento, as plantas foram enxaguadas com água corrente para a remoção da epifauna associada e pesadas em balança analítica para a padronização da biomassa em cada unidade experimental. Cada mesocosmo recebeu 50 g de macrófitas, as quais foram divididas em quatro “ramos” e plantadas no sedimento nos quatro cantos da unidade experimental. Nos mesocosmos correspondentes aos tratamentos que continham ambas as espécies, 25 g de cada espécie foi plantado. Neste caso, cada porção foi dividida em dois “ramos”, os quais foram plantados nos cantos do aquário, de forma que os ramos da mesma espécie ficassem o mais distante possível (Fig. 1). Após a inoculação da água da lagoa e plantio das macrófitas nas unidades experimentais, houve um período de aclimação de 48 horas antes da introdução dos peixes. A circulação para oxigenação da água foi mantida nos mesocosmos durante o experimento por meio de gotejamento da torneira dentro da unidade experimental, e a saída de água no mesmo volume através de um sifão presente em cada unidade.

Foram utilizados 12 juvenis de *P. ambrosettii* (um por mesocosmo, apenas nos três tratamentos com presença do peixe), com comprimento padrão médio de $13,9 \pm 1,0$ cm, provenientes de piscicultura comercial. Optamos pela utilização de juvenis pelo seu tamanho reduzido, pois o mesocosmo utilizado não comportava um indivíduo adulto, que pode chegar a cerca de 70 cm de comprimento total (Mendoza-Alfaro et al., 2009; Wei et al., 2017). Os peixes foram mantidos em tanques por 5 dias antes do início do estudo, para garantir sua aclimação às condições experimentais. Nesta aclimação, os 12 indivíduos foram divididos em 2 tanques com capacidade de 500 L, sendo seis em cada tanque. Antes da estocagem e ao

término do experimento, os indivíduos foram pesados (balança analítica) (g) e medidos (comprimento total e padrão) com paquímetro digital (mm).

Durante a aclimação e estudo, os peixes foram alimentados com ração comercial a cada 48 horas. A padronização geralmente utilizada pela piscicultura para a quantidade de ração na alimentação de peixes juvenis é de 5% da biomassa total por dia, porém foi utilizado apenas 2,5% da biomassa a cada dois dias, a fim de aproximar a dieta dos indivíduos àquela da espécie no ambiente natural, que é consumidora de detrito proveniente do sedimento ou substratos (Novakowski et al. 2008; G. C. Z. Reinas, dados não publicados). Diminuindo a quantidade de ração, minimiza-se a quantidade de nutrientes que possivelmente não seria utilizada pelos peixes e que poderia ficar livre na água, causando interferência no resultado final.

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado considerando o fator macrófitas (monocultura de *H. verticillata*, monocultura de *E. najas* e cultura das duas espécies) e peixe (presença e ausência de *P. ambrosettii*), totalizando seis tratamentos com quatro repetições, totalizando 24 réplicas. (Fig. 1).

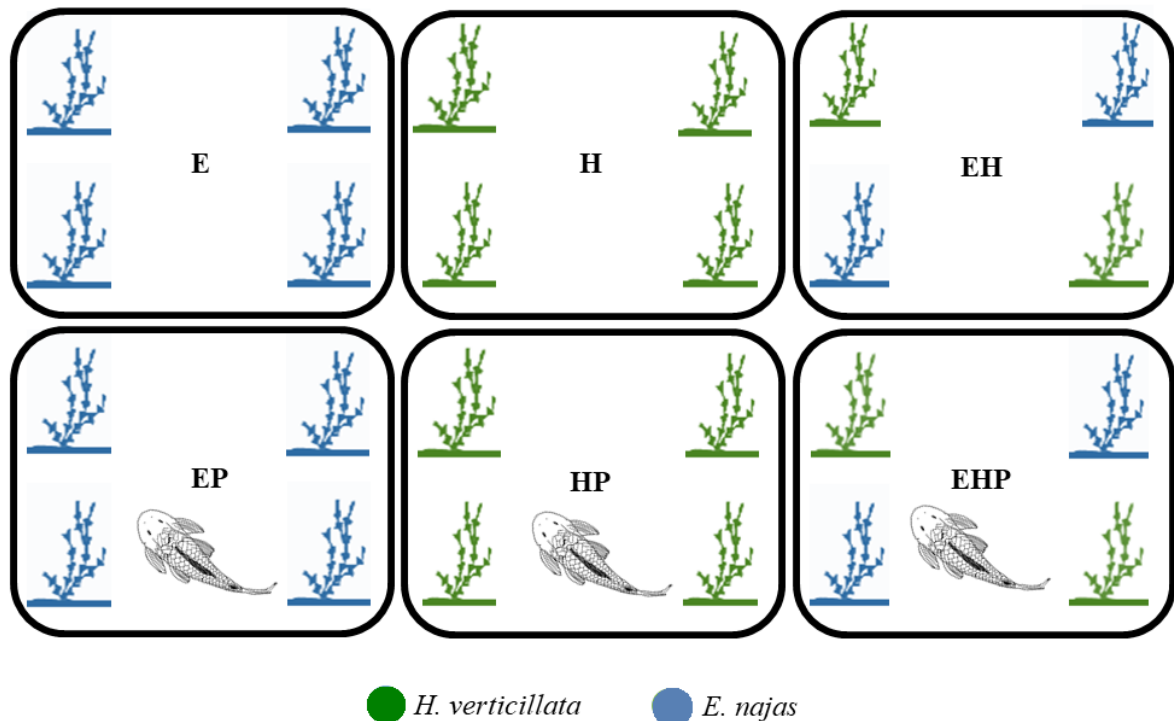


Figura 1. Esquema do delineamento experimental utilizado neste estudo. E= *Egeria najas*; H= *Hydrilla verticillata*; P= *Pterygoplichthys ambrosettii*

Ao longo do experimento, as variáveis abióticas (pH, condutividade elétrica ($\mu\text{S}/\text{cm}$) e oxigênio dissolvido (mg/L)) foram mensuradas a cada cinco dias, por meio de pHmetro, condutivímetro e oxímetro portáteis. A temperatura da água foi mensurada duas vezes ao dia (manhã e final da tarde) com um termômetro de mercúrio graduado de 0 a 50°C . Não houve controle sobre a temperatura nas unidades experimentais.

Para quantificar a concentração de fósforo total (TP) e nitrogênio inorgânico (NI), 400 ml de água foram coletadas de cada mesocosmo, a 0,10 m de profundidade, a cada cinco dias, e armazenadas em frascos de polipropileno e congeladas a -5°C para posterior análise. O NI total nos ambientes aquáticos neotropicais é composto basicamente por nitrato (NH_3), nitrito (NO_2^-) e amônia ionizada (NH_4^+). Para as nossas amostras, NI compreende apenas NH_3 e NH_4^+ , uma vez que NO_2^- representa uma parcela mínima e instável do NI total e acaba se perdendo durante o processo de acondicionamento e congelamento, não sendo mensurado. A quantificação da concentração de amônia e nitrato seguiu a metodologia de Bergamin et al. (1978) e Scorsafava et al. (2017), respectivamente. A metodologia de processamento para TP seguiu Mackereth et al. (1978).

A concentração de clorofila-*a* foi utilizada como estimativa da produtividade fitoplanctônica de cada mesocosmo (Filazzola et al. 2020). Para sua quantificação, 400 ml de água foi coletada de cada mesocosmo, a 0,10 m de profundidade, a cada cinco dias, e posteriormente, filtradas em bombas de sucção com microfiltro de fibra de vidro. As concentrações de clorofila-*a* foram quantificadas através da extração com acetona 90% e leitura em espectrofotômetro, com comprimento de onda de 663 a 750 nm, acidificadas com ácido clorídrico (HCl) 0,1N e não acidificadas (Golterman et al. 1978).

A biomassa das macrófitas foi mensurada utilizando balança analítica (com precisão de 0,001 gramas) apenas no início e ao final do experimento. No início, antes do plantio nos mesocosmos, os ramos foram retirados da água e ficaram secando por cerca de 15 minutos, para a retirada do excesso de água. Ao final do experimento, após retirar as macrófitas dos mesocosmos, o mesmo procedimento foi realizado.

2.2 Análises de dados

As variáveis abióticas controladas ao longo do experimento (pH, condutividade elétrica, oxigênio dissolvido e temperatura) foram comparadas entre os tratamentos através de Modelos Lineares Mistos, uma vez que a mensuração destas variáveis foi realizada periodicamente nas mesmas unidades amostrais, ao longo do período de experimentação. Neste caso, foi utilizada a função *lmer* (pacote *lme4*) onde estas foram tratadas como variável

resposta, enquanto o fator tratamento foi considerado como efeito fixo e o fator tempo (dias das amostragens), como efeito aleatório. Para estas variáveis, o melhor ajuste encontrado dos modelos foi com os dados brutos (sem transformação de escala).

Para avaliar os efeitos da presença ou ausência de *P. ambrosettii* sobre a concentração de nutrientes (NI e TP), também foi utilizada uma análise de Modelos Lineares Mistos. Neste caso, as concentrações de nutrientes foram consideradas como variável resposta, o tratamento como efeito fixo e o tempo como efeito aleatório, utilizando uma função de ligação logarítmica.

A concentração de clorofila-*a* foi comparada entre os tratamentos através de um modelo linear misto (função *lmer*) utilizando os dados brutos da clorofila-*a* provenientes das coletas realizadas ao longo do experimento. Nesta análise, a clorofila-*a* foi considerada como variável resposta, o tratamento como efeito fixo e o tempo como efeito aleatório. Também foi realizado um modelo linear para verificar a relação da concentração de clorofila-*a* com NI e TP (função *lm*), onde a concentração de clorofila-*a* foi utilizada como variável resposta e os nutrientes como variáveis preditoras. Neste modelo os valores de clorofila foram transformados em escala *sqrt* e os nutrientes em escala *log*, para o melhor ajuste dos resíduos do modelo.

Para verificar o crescimento entre as espécies de macrófita no início e no final do experimento, foi realizada uma análise de modelos lineares simples (função *lm*), com a biomassa como variável resposta e o tempo (início e final) como variável preditora. O efeito dos tratamentos sobre a biomassa das macrófitas também foi testado por meio da Análise de modelos lineares simples (função *lm*), considerando a biomassa como variável resposta e os tratamentos como variável preditora. Em ambos, os valores de biomassa foram transformados em escala *sqrt* a fim de obter o melhor ajuste dos resíduos do modelo.

A fim de comparar os valores de biomassa entre os tratamentos de *E. najas* e *H. verticillata*, bem como as biomassas de cada espécie nos tratamentos em que ambas estavam presentes, foi realizado um teste-t (função *t-test*) para a biomassa de cada par de tratamentos em que havia interesse em saber se houve diferença no crescimento. Para que a variável resposta se adequasse à distribuição normal exigida pelo teste-t, ela foi transformada em escala *sqrt*.

A biomassa das macrófitas e a concentração dos nutrientes também foram relacionados através de um modelo linear simples (função *lm*), no qual a biomassa foi utilizada como variável resposta e NI e TP como variável explicativa. Para o modelo de *E. najas* com os nutrientes, os valores de NI e TP foram transformados em escala *log* a fim de

melhorar o ajuste dos resíduos. Para o modelo de *H. verticillata*, os dados brutos representaram o melhor ajuste.

Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa Rstudio, e o nível de significância adotado foi de $p < 0,05$.

3 RESULTADOS

Durante os 30 dias de experimento, houve a morte de apenas um indivíduo de *P. ambrosettii* (mesocosmo HP2) que foi substituído imediatamente por outro do mesmo tamanho. Ao final do experimento, foram encontrados propágulos de *H. verticillata* no mesocosmo E4 (que deveria conter apenas *E. najas*) e, portanto, esta réplica foi excluída das análises, deixando o tratamento E com apenas três réplicas.

3.1 Variáveis abióticas

Diferenças significativas entre os tratamentos foram observadas para temperatura ($F = 5,54$; $p < 0,001$), pH ($F = 7,95$, $p < 0,001$), oxigênio dissolvido ($F = 66,31$; $p < 0,001$) e condutividade elétrica ($F = 49,27$; $p < 0,001$). Para os dois últimos, o *post hoc* atestou diferenças entre os tratamentos com e sem peixe (Fig. 2).

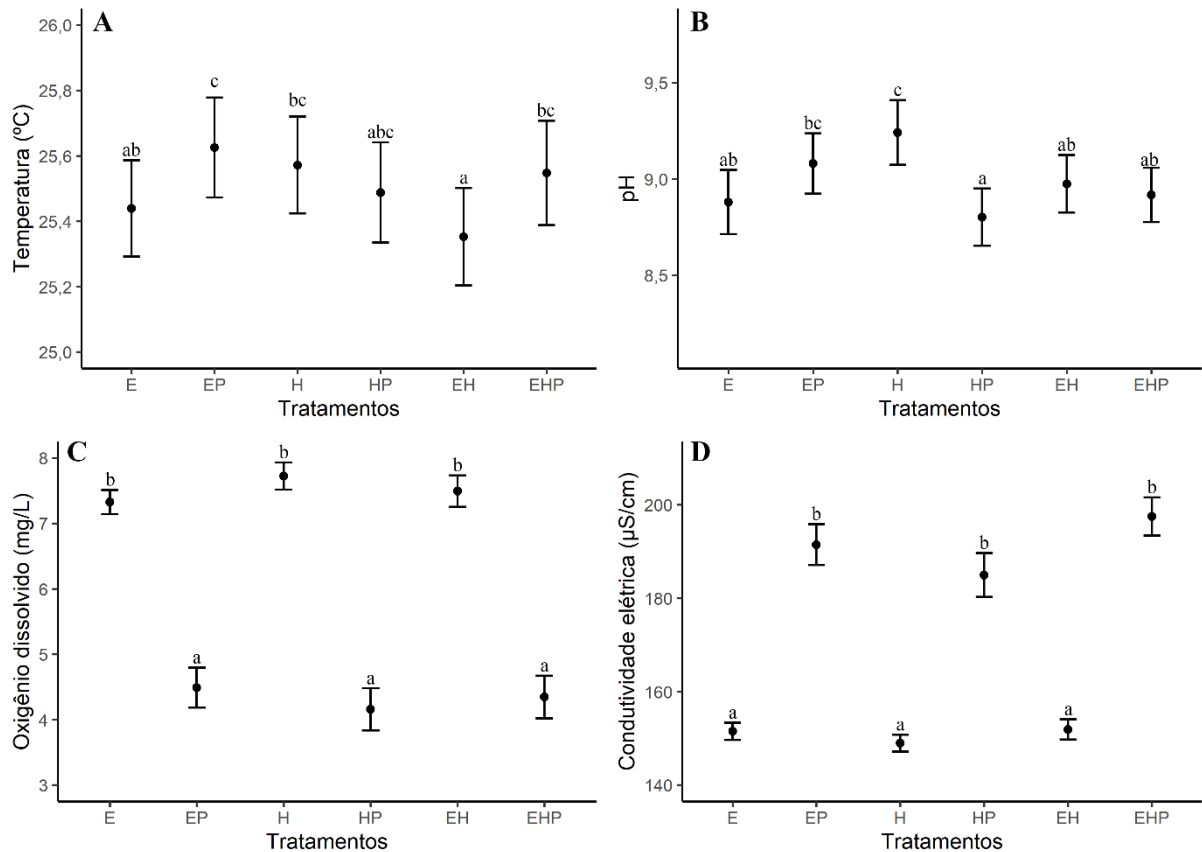


Figura 2. Valores médios (\pm desvio padrão) das variáveis abióticas (A) temperatura ($^{\circ}$ C), (B) pH, (C) oxigênio dissolvido (mg/L) e (D) condutividade elétrica (μ S/cm) mensuradas nos tratamentos: E = *Egeria najas*; EP = *Egeria najas* + *Pterygoplichthys ambrosettii*; H = *Hydrilla verticillata*; HP = *Hydrilla verticillata* + *Pterygoplichthys ambrosettii*; EH = *Egeria najas* + *Hydrilla verticillata*; EHP = *Egeria najas* + *Hydrilla verticillata* + *Pterygoplichthys ambrosettii*. Médias com letras iguais não diferem entre si.

3.2 Concentração de nutrientes (NI e TP)

A análise de modelos lineares mistos mostrou diferenças significativas para as concentrações de fósforo ($F= 59,50$; $p < 0,001$) e nitrogênio ($F= 30,38$; $p < 0,001$) entre os tratamentos (Fig. 3). Estas diferenças, de acordo com o teste *post-hoc*, ocorreram principalmente entre os tratamentos com a presença de *P. ambrosettii* (EP, HP, EHP) e os tratamentos apenas com macrófitas (E, H, EH).

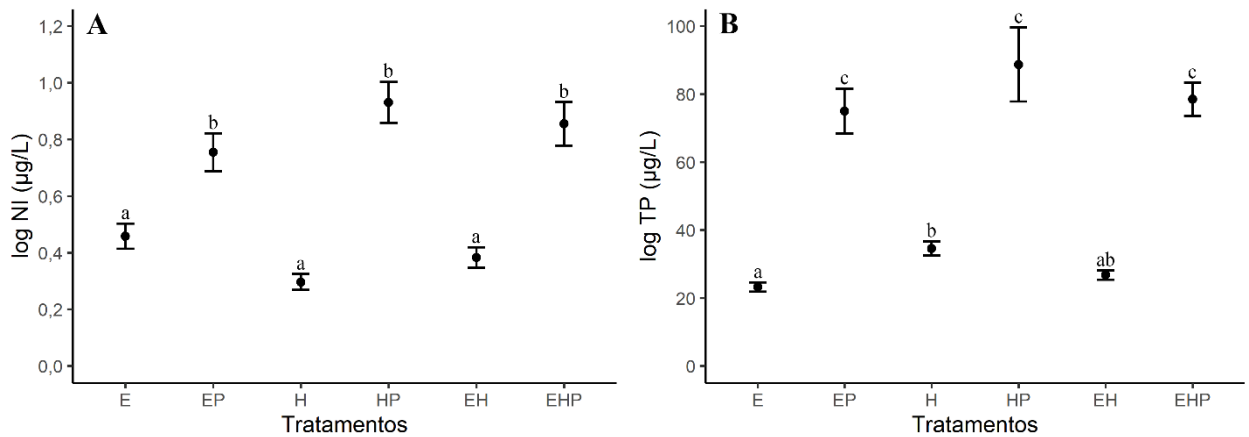


Figura 3. Valores médios (\pm desvio padrão) da concentração de fósforo (TP) e nitrogênio inorgânico (NI) obtidos nos tratamentos: E = *Egeria najas*; EP = *Egeria najas* + *Pterygoplichthys ambrosettii*; H = *Hydrilla verticillata*; HP = *Hydrilla verticillata* + *Pterygoplichthys ambrosettii*; EH = *Egeria najas* + *Hydrilla verticillata*; EHP = *Egeria najas* + *Hydrilla verticillata* + *Pterygoplichthys ambrosettii*. Médias com letras iguais não diferem entre si.

A concentração de clorofila-*a* apresentou diferença significativa para os três tratamentos com peixe (EP, HP, EHP) ($F= 4,31p<0,01$) (Fig. 4). O modelo linear entre a concentração de clorofila-*a* e os nutrientes mostrou que esta foi positivamente associada à concentração de TP (54,82, $p<0,001$) (Fig. 5A). Entretanto, não houve associação significativa com o NI (Fig. 5B).

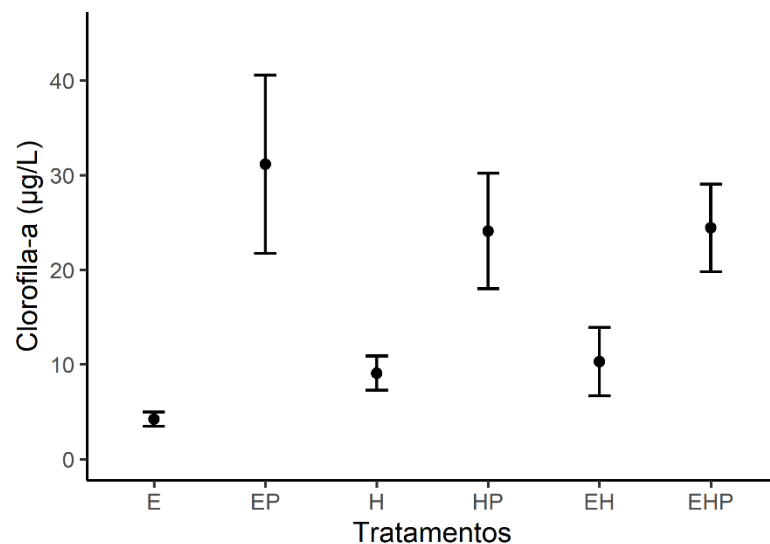


Figura 4. Valores médios (\pm desvio padrão) da concentração de clorofila-*a* ($\mu\text{g/L}$) observados nos tratamentos: E = *Egeria najas*; EP = *Egeria najas* + *Pterygoplichthys ambrosettii*; H = *Hydrilla verticillata*; HP = *Hydrilla verticillata* + *Pterygoplichthys ambrosettii*; EH = *Egeria najas* + *Hydrilla verticillata*; EHP = *Egeria najas* + *Hydrilla verticillata* + *Pterygoplichthys ambrosettii*.

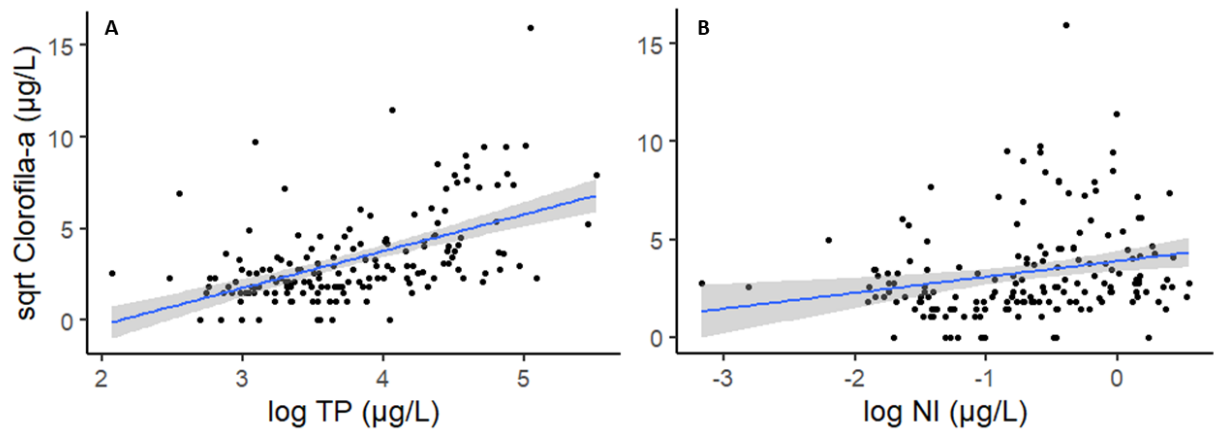


Figura 5. Modelo Linear realizado entre as concentrações de (A) clorofila-*a* (raiz quadrada) e fósforo total (TP) e (B) clorofila-*a* (raiz quadrada) e nitrogênio inorgânico (NI) entre os tratamentos.

3.3 Biomassa das macrófitas

As duas espécies de macrófitas apresentaram crescimento significativo durante o experimento (EG: $p = 0,006$; HV: $p < 0,001$), sendo esta diferença mais expressiva para *H. verticillata* (Fig. 6). A diferença de biomassa (final – inicial) de ambas as espécies também foi significativa entre os tratamentos. Para *E. najas* ($p = 0,01$) as diferenças ocorreram para os tratamentos E e EP (Fig. 7A), enquanto para *H. verticillata* ($p = 0,006$), foram observadas diferenças entre os tratamentos H e HP (Fig. 7B). Os tratamentos EP e HP apresentaram as maiores médias e os maiores valores de desvio padrão entre os tratamentos, entretanto, as menores médias foram observadas para os dois tratamentos que continham as duas espécies de macrófitas (EH, EHP) (Fig. 7A e B).

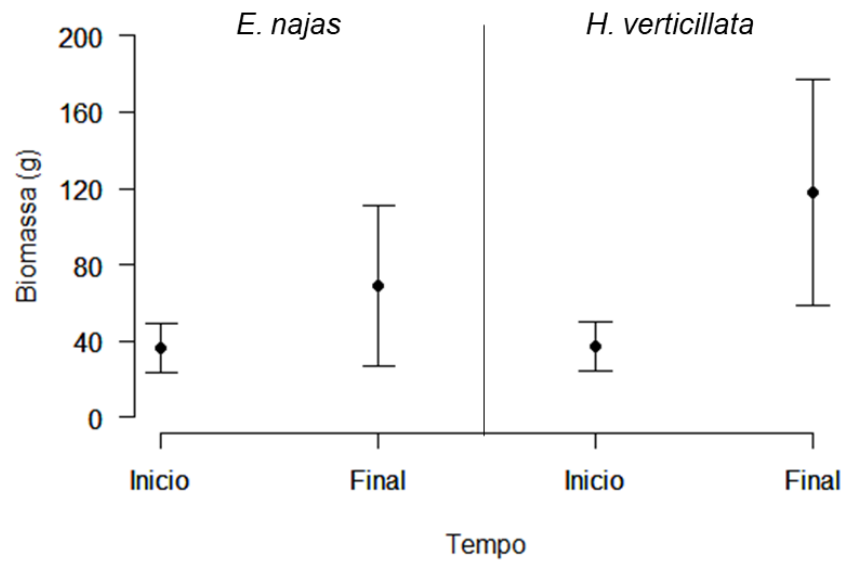


Figura 6. Valores médios (\pm desvio padrão) da biomassa (g) de *Egeria najas* e *Hydrilla verticillata* ao início e final do experimento entre os tratamentos.

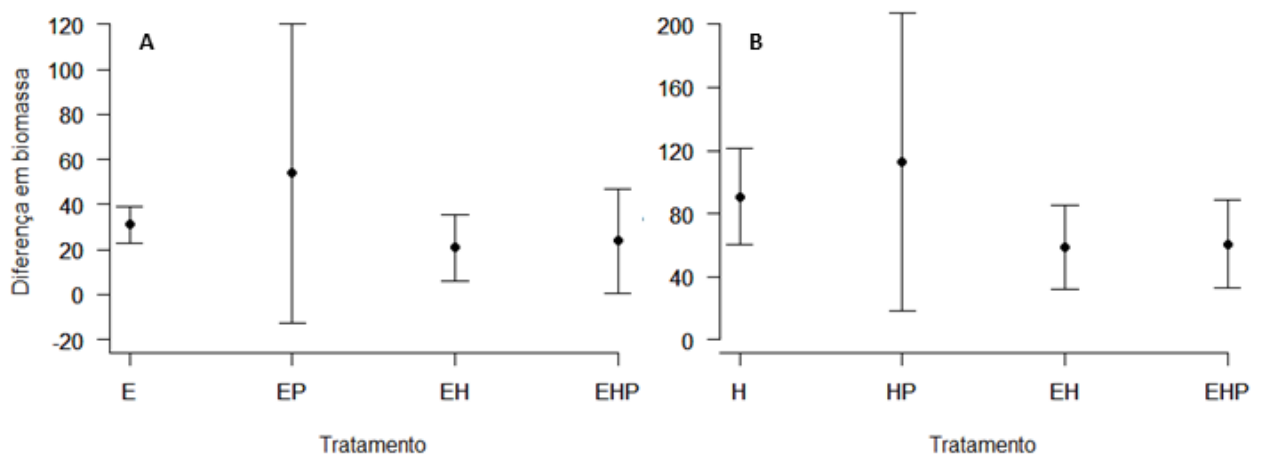


Figura 7. Valores médios (\pm desvio padrão) da diferença de biomassa (biomassa final- inicial) para as macrófitas (A) *Egeria najas* e (B) *Hydrilla verticillata* nos tratamentos. E = *Egeria najas*; EP = *Egeria najas* + *Pterygoplichthys ambrosettii*; H = *Hydrilla verticillata*; HP = *Hydrilla. verticillata* + *Pterygoplichthys ambrosettii*; EH = *Egeria najas* + *Hydrilla verticillata*; EHP = *Egeria najas* + *Hydrilla verticillata* + *Pterygoplichthys ambrosettii*.

A comparação da biomassa entre as espécies de macrófitas (teste-t) nos tratamentos de monocultura (E x EP; H x HP) (Tab. 1), mostrou que ambas as espécies apresentaram médias diferentes entre os tratamentos com peixe e sem peixe, sendo a maior biomassa de ambas nos tratamentos com a presença de *P. ambrosettii*. Entre os tratamentos de monocultura sem peixes das duas espécies (E e H) também foi registrada diferença entre as médias de biomassa de *E. najas* e *H. verticillata*, com destaque para a segunda que apresentou maior crescimento.

Para os tratamentos que continham ambas as espécies de macrófitas (EH e EHP), houve diferença entre as espécies apenas no tratamento sem peixe (EH), onde *H. verticillata* apresentou maior média de crescimento.

Tabela 1. Resultados do teste-t realizado para avaliar diferenças nas médias de biomassa entre os tratamentos de *Egeria najas* e *Hydrilla verticillata*. As duas últimas linhas da tabela representam os testes realizados com a biomassa de *Egeria najas* (EN) e *Hydrilla verticillata* (HV) entre os tratamentos EH e EHP. Valores significativos em negrito. T = valor da estatística do teste; DF = graus de liberdade. (E = *Egeria najas*; EP = *Egeria najas* + *Pterygoplichthys ambrosettii*; H = *Hydrilla verticillata*; HP = *Hydrilla. verticillata* + *Pterygoplichthys ambrosettii*; EH = *Egeria najas* + *Hydrilla verticillata*; EHP = *Egeria najas* + *Hydrilla verticillata* + *Pterygoplichthys ambrosettii*).

Tratamento (x;y)	Média x	Média y	t	DF	P
E x EP	5,538686	9,223820	-4,6724	3,2489	0,01548*
H x HP	9,434134	12,527685	-2,9351	4,8832	0,03338*
E x H	5,538686	9,434134	-4,5166	4,3882	0,008607*
EP x HP	9,22382	12,52769	-3,322	3,9812	0,02953*
EH _{EN} x EH _{HV}	4,354920	7,494507	-2,68	5,8957	0,03717*
EHP _{EN} x EHP _{HV}	4,411860	7,648757	-2,1936	5,4673	0,0751
EH _{EN} x EHP _{EN}	4,35492	4,41186	-0,04003	5,1294	0,9696
EH _{HV} x EHP _{HV}	7,494507	7,648757	-0,12486	5,9979	0,9047

O modelo linear simples de melhor ajuste para a relação da biomassa das macrófitas indicou que as duas espécies foram positivamente associadas apenas com a concentração de NI (Fig. 8).

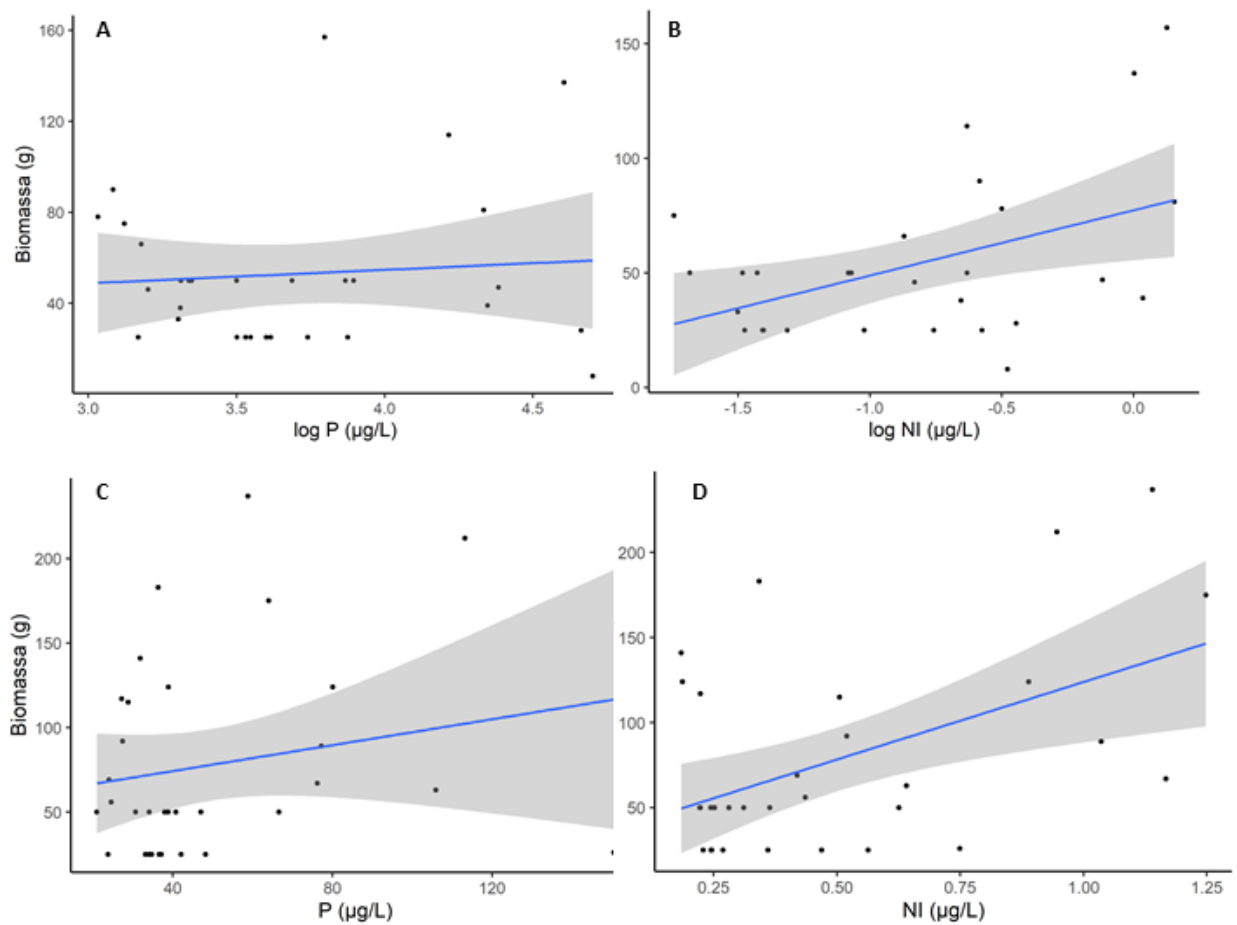


Figura 8. Análise de Modelos Lineares Simples relacionando a biomassa de *Egeria najas* (A e B) e *Hydrilla verticillata* (C e D) com a concentração dos nutrientes (TP e NI) entre os tratamentos.

4 DISCUSSÃO

A partir dos resultados observados, foi possível concluir que a presença de *P. ambrosettii* no ambiente influenciou a disponibilidade de nutrientes (NI e TP) na coluna d'água, desencadeando diversas mudanças, como variações nos fatores abióticos, aumento na abundância de produtores primários e influência na dinâmica das relações entre eles. A maior concentração de nutrientes nos tratamentos com a presença do peixe apresentou efeito positivo sobre a biomassa das duas espécies de macrófitas nos tratamentos de monocultura, porém a invasora *H. verticillata*, se beneficiou mais em relação a este *input* de nutrientes, apresentando biomassa maior que *E. najas*, corroborando a hipótese inicial. No tratamento onde ambas coocorreram com *P. ambrosettii*, as macrófitas não diferiram significativamente em sua biomassa, indicando que o aumento de nutrientes causado pelo peixe pode ter auxiliado na coexistência entre *E. najas* e *H. verticillata*.

As espécies pertencentes a Loricariidae apresentam elevada demanda de fósforo em seus tecidos, em razão das placas ósseas que recobrem seu corpo serem compostas majoritariamente por este nutriente (Vanni 2002). Seguindo a teoria da estequiometria (Sterner 1990), que atesta que a liberação de nutrientes pelo organismo é inversamente proporcional a estequiometria de seus tecidos, os loricarídeos retêm grande parte do fósforo adquirido na alimentação em seus tecidos, e fornecem grandes quantidades de nitrogênio para a água, ocorrendo o mesmo para *P. ambrosettii*, o qual já foi corroborado em outros estudos realizados em ambiente natural (Capps e Flecker 2013a, b). No experimento, a presença da espécie nos mesocosmos foi associada a maior concentração tanto de NI, quanto de TP dissolvidos. Considerando que esta retém a maior parte do fósforo que consome, o aumento de TP nos mesocosmos pode ter sido ocasionado pela bioturbação do peixe no sedimento (Vanni 2002; Adámek e Maršálek 2013), que representa uma rica fonte de nutrientes para o ambiente aquático (Persson e Svensson 2006).

Aliado a este hábito de bioturbação, a ocorrência de apenas um juvenil por mesocosmo, pode não ter sido suficiente para demonstrar (na unidade experimental) o sequestro de fósforo que a espécie normalmente desempenha no ambiente (Capps e Flecker 2013a). Para o NI, o padrão de aumento observado corrobora o estudo de Capps e Flecker (2013a), o qual sugere que este aumento possa ter relação com os processos de excreção e egestão. O baixo fluxo de água nos mesocosmos também pode favorecer a acumulação desses nutrientes. Portanto, pode-se afirmar que sob certas condições, como baixo tamanho populacional do *habitat* e baixo fluxo de água, a presença de *P. ambrosettii* pode influenciar no aumento de nitrogênio e fósforo na coluna d'água.

O excesso destes nutrientes, principalmente o fósforo (Wetzel 1983; Liang et al. 2020) induz o aumento da biomassa fitoplanctônica, e conseqüentemente, a eutrofização do *habitat* (Maslukah et al. 2019; Filazzola et al. 2020). Este processo é caracterizado pela alta produtividade, toxicidade (em alguns casos, devido à presença das citotoxinas em algumas espécies fitoplanctônicas) (Camargo e Alonso 2006), águas turvas e baixa concentração de oxigênio dissolvido (Fennel e Laurent 2018), e aumento da condutividade elétrica (Piratoba et al. 2017) tornando o ambiente inóspito para a maioria das espécies (Rabalais e Nixon 2002; Du et al. 2019). Estas características foram observadas nos tratamentos com a presença de *P. ambrosettii*, ressaltando seu potencial para a condução do estado trófico no ambiente e possíveis perdas de biodiversidade. Em contrapartida, *P. ambrosettii*, possui alta tolerância a fatores adversos, como anoxia e toxicidade (Nico e Martin 2001; Cruz et al. 2009; Brion et al. 2013) e por isso é menos afetado pelo estado de eutrofização.

Fósforo e nitrogênio são os principais nutrientes limitantes para a produção primária (Marois et al. 2015). Assim, é esperado que o enriquecimento destes nutrientes na coluna d'água afete positivamente os organismos produtores. Tanto as macrófitas quanto a clorofila-*a* foram associadas ao aumento da concentração de NI e TP, sendo as macrófitas limitadas apenas por NI e a clorofila-*a* por TP. A relação entre clorofila-*a* e o fósforo é bem documentada, sendo este nutriente o principal responsável por limitar estes produtores (Esteves 2011; Søndergaard et al. 2017), enquanto diversos estudos trazem a relação positiva entre macrófitas submersas e NI (principalmente amônia, que compõe a maior parte do NI no experimento) (Thomaz et al. 2007; Kennedy et al. 2009; Manolaki et al. 2020).

Nos ambientes aquáticos, a limitação para o crescimento das macrófitas submersas, bem como das estruturas responsáveis pela sua absorção (raízes ou brotos) dependem da concentração de nutrientes encontrada tanto no sedimento quanto na coluna d'água (Barko et al. 1988; Madsen e Cedergreen 2002). Foi observado que na presença de *P. ambrosettii* houve um aumento considerável dos nutrientes na água, o que favoreceu o crescimento das macrófitas, por meio dos brotos e folhas. Apesar de a maioria dos estudos afirmar que a absorção dos nutrientes do sedimento através das raízes possui maior importância para o crescimento de macrófitas submersas (Thomaz et al. 2007; Crossley et al. 2016), o resultado observado pode ser uma evidência de que estas espécies conseguem suprir sua demanda de nutrientes majoritariamente através da absorção por brotos, se necessário (*e.g.* Madsen e Cedergreen 2002) e ainda apresentar maior crescimento em relação a ambientes considerados padrão, onde o sedimento é rico em nutrientes e as macrófitas suprem grande parte da sua demanda de nitrogênio e fósforo através da absorção pelas raízes (Carignan e Kalff 1980; Thomaz et al. 2007). Porém, para confirmar esta suposição, uma análise da concentração de nutrientes no sedimento dos tratamentos seria necessária.

Hydrilla verticillata é mundialmente conhecida por sua plasticidade ecológica (Langeland 1996; Hershner e Havens 2008; Haug et al. 2019), característica que foi corroborada por nossos resultados, já que a espécie apresentou maior biomassa em relação a nativa *E. najas* em quase todos os tratamentos. No tratamento de monocultura de *H. verticillata* + *P. ambrosettii*, a macrófita invasora apresentou a maior biomassa, mostrando sua eficácia em ambientes eutrofizados, característica documentada em outros estudos (Van et al. 1999; Mony et al. 2007; Kennedy et al. 2009; Tang et al. 2019). Assim, pode-se afirmar que, ao menos na ausência de *E. najas*, a invasora *H. verticillata* apresenta crescimento facilitado pela liberação de nutrientes na coluna d'água provocado pela presença de *P. ambrosettii*. Entretanto, o fato de *H. verticillata* também ter apresentado maior biomassa no

tratamento de monocultura sem peixe, indica que esta espécie apresenta um maior crescimento em condições normais de concentração de nutrientes (Bianchini Jr. et al. 2010), entretanto, a presença de *P. ambrosettii* aumenta a sua biomassa, representando um fator contribuinte para sua abundância nos ambientes onde ambos ocorrem. Os ambientes colonizados por *P. ambrosettii* frequentemente apresentam alta turbidez, devido a alguns hábitos da espécie, como o revolvimento do substrato em busca de alimento e a escavação das margens para fazer ninhos, em períodos reprodutivos (M. L. Orsi, comunicação pessoal). Apesar de ambas as macrófitas estudadas serem submersas e dependerem da transparência da água para a realização da fotossíntese, *H. verticillata* possui resistência bem documentada à baixa luminosidade (Wang et al. 2008; Haug et al. 2019), enquanto *E. najas* tem maior sensibilidade a esta condição (Bini e Thomaz 2005; Sousa et al. 2009). Esta é mais uma mudança no ambiente aquático causada pela presença de *P. ambrosettii* que pode beneficiar *H. verticillata* em detrimento de outras espécies de macrófitas submersas, como *E. najas*.

Na literatura, diversos trabalhos abordam a competição entre *H. verticillata* e outras macrófitas submersas, e evidenciam a superioridade competitiva da espécie em comparação com suas coocorrentes (Mony et al. 2007; Wang et al. 2008; Tang et al. 2019; Louback-Franco et al. 2020), inclusive *E. najas* (Silveira et al. 2009; Sousa et al. 2010; Silveira e Thomaz 2015; Silveira et al. 2018), o que foi corroborado pelo resultado do experimento. Apesar disso, em ambientes naturais, como a planície de inundação do alto rio Paraná, estas duas espécies não coocorrem, sendo que *E. najas* apresenta maior afinidade por lagoas, e *H. verticillata* é mais abundante em ambientes lóticos (Sousa et al. 2010). Os motivos pelos quais ambas segregam seu nicho espacial ainda não são claros, mas indícios apontam para resistência biótica pelo pré-estabelecimento da nativa *E. najas* (Souza et al. 2017) e quantidade de matéria orgânica no sedimento (Sousa et al. 2010). O resultado de que ambas as espécies cresceram igualmente no mesmo tratamento com a presença do peixe (EHP) sugere que a quantidade de nutrientes na coluna d'água pode ser uma das respostas, já que a concentração de nitrogênio e fósforo na água geralmente é inferior à sua concentração no sedimento, e pode ser um dos fatores limitantes para a coocorrência destas espécies. Um outro fator a ser considerado é que as mudanças nos parâmetros limnológicos e biológicos do ambiente causados pela presença de *P. ambrosettii* podem ser considerados um distúrbio no ambiente, fator que frequentemente pode facilitar a coexistência de espécies semelhantes (Castorani e Baskett 2019; Liu et al. 2020; Miller et al. 2021).

Ficou evidente que quando *E. najas* ou *H. verticillata* ocorrem juntamente com *P. ambrosettii*, ocorre a facilitação de ambas devido ao *input* de nutrientes no ambiente causado pelo peixe. Considerando a planície de inundação do alto rio Paraná, a coocorrência de *P. ambrosettii* e *E. najas* é mais frequente, pois ambos possuem preferência por ambientes lênticos (Yuan 1992; Sousa et al. 2010; Biagioni et al. 2013). No entanto, localmente *P. ambrosettii* também é abundante em alguns ambientes lóticos, sugerindo que esta espécie pode exercer um efeito de facilitação maior para *H. verticillata* nos ambientes onde elas coocorrem. Este segundo efeito é mais preocupante, pois *H. verticillata* é documentada como uma das plantas aquáticas mais perigosas para o ambiente aquático (Langeland 1996; Hussner 2012), e neste caso, a potencialização dos efeitos de sua invasão por *P. ambrosettii* pode causar danos a biodiversidade local e aos serviços ecossistêmicos (Langeland 1996; Vilà et al. 2010).

Pode-se afirmar que o peixe invasor *P. ambrosettii*, devido às suas características estequiométricas e hábitos de bioturbação do sedimento, causa um *input* de nutrientes significativos na coluna d'água, afetando os produtores primários do ambiente, principalmente *H. verticillata*, macrófita submersa também invasora e potencialmente prejudicial para as outras macrófitas nativas, como *E. najas*. Os resultados observados são de grande importância para os estudos da biologia destas espécies em questão e para os estudos de facilitação ecológica entre invasoras no geral, área que vem se mostrando cada vez mais importante para a biologia de invasões, porém ainda pouco explorada. Também serão úteis para futuras ações de manejo em pequenos *habitats* onde estas espécies invasoras coocorrem, colaborando com informações importantes sobre invasões biológicas e as relações entre espécies nativas e exóticas e, principalmente, entre exóticas, que vêm ameaçando a fauna local, principalmente em ambientes aquáticos continentais.

REFERÊNCIAS

- Adámek Z, Maršálek B (2013) Bioturbation of sediments by benthic macroinvertebrates and fish and its implication for pond ecosystems: A review. *Aquac Int* 21:1–17. <https://doi.org/10.1007/s10499-012-9527-3>
- Adams MJ, Pearl A, Bury RB (2003) Indirect facilitation of an anuran invasion by non-native fishes. *Ecol Lett* 6:343–351
- Agostinho AA, Gomes LC (2005) O manejo da pesca em reservatórios da bacia do alto rio Paraná: avaliação e perspectivas. In: Nogueira MG, Henry R, Jorcin A (eds) *Ecologia de reservatórios: impactos potenciais, ações de manejo e sistemas em cascata*. RiMa, São Carlos, pp 23–55
- Al-Zurfi, Al-Tabatabai (2020) Aquatic plant (*Hydrilla verticillata*) roles in bioaccumulation of heavy metals. *Iraqi J Agric Sci* 51:574–584. <https://doi.org/10.36103/ijas.v51i2.984>
- Barko JW, Smart RM, McFarland DG, Rex LC (1988) Interrelationships between the growth of *Hydrilla verticillata* (L.F.) Royle and sediment nutrient availability. *Aquat Bot* 32:205–216
- Basiouny FM, Haller WT, Garrard LA (1978) Survival of *Hydrilla* (*Hydrilla verticillata*) plants and propagules after removal from the aquatic habitat. *Weed Sci* 26:502–504. <https://doi.org/10.1017/s0043174500050414>
- Bellinger BJ, Davis SL (2017) Investigating the role of water and sediment chemistry from two reservoirs in regulating the growth potential of *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle and *Cabomba caroliniana* A. Gray. *Aquat Bot* 136:175–185. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2016.10.005>
- Bergamin HF, Reis BF, Zagatto EAG (1978) A new device for improving sensitivity and stabilization in flow-injection analysis. *Anal Chim Acta* 97:427–431. [https://doi.org/10.1016/s0003-2670\(01\)93455-5](https://doi.org/10.1016/s0003-2670(01)93455-5)
- Bertelsmeier C, Ollier S, Liebhold A, Keller L (2017) Recent human history governs global ant invasion dynamics. *Nat Ecol Evol* 1. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0184>
- Biagioni RC, Ribeiro AR, Smith WS (2013) Checklist of non-native fish species of Sorocaba River Basin, in the State of São Paulo, Brazil. *Check List* 9:235–239. <https://doi.org/10.15560/9.2.235>
- Bianchini Jr. I, Cunha-Santino MB, Milan JAM, et al (2010) Growth of *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle under controlled conditions. *Hydrobiologia* 644:301–312. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0191-1>
- Bini LM, Thomaz SM (2005) Prediction of *Egeria najas* and *Egeria densa* occurrence in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil-Paraguay). *Aquat Bot* 83:227–238. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.06.010>
- Bourgeois K, Suehs CM, Vidal E, Médail F (2005) Invasional meltdown potential: Facilitation between introduced plants and mammals on French Mediterranean islands. *Ecoscience* 12:248–256. <https://doi.org/http://doi.org/10.2980/i1195-6860-12-2-248.1>
- Bradshaw CJA, Leroy B, Bellard C, et al (2016) Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects. *Nat Commun* 7:1–8. <https://doi.org/10.1038/ncomms12986>

- Braga RR, Gómez-Aparicio L, Heger T, et al (2018) Structuring evidence for invasional meltdown: broad support but with biases and gaps. *Biol Invasions* 20:923–936. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1582-2>
- Brion MA, Guillermo JG, Uy C, et al (2013) Salinity tolerance of introduced south american sailfin catfishes (Loricariidae: *Pterygoplichthys* gill 1858). *Philipp J Sci* 142:13–19
- Britton JR, Orsi ML (2012) Non-native fish in aquaculture and sport fishing in Brazil: Economic benefits versus risks to fish diversity in the upper River Paraná Basin. *Rev Fish Biol Fish* 22:555–565. <https://doi.org/10.1007/s11160-012-9254-x>
- Busst GMA, Britton JR (2017) Comparative trophic impacts of two globally invasive cyprinid fishes reveal species-specific invasion consequences for a threatened native fish. *Freshw Biol* 62:1587–1595. <https://doi.org/10.1111/fwb.12970>
- Camargo JA, Alonso Á (2006) Ecological and toxicological effects of inorganic nitrogen pollution in aquatic ecosystems: A global assessment. *Environ Int* 32:831–849. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2006.05.002>
- Capinha C, Essl F, Seebens H, et al (2015) The dispersal of alien species redefines biogeography in the Anthropocene. *Science* (80-) 348:1248–1251. <https://doi.org/10.1126/science.aaa8913>
- Capps KA, Flecker AS (2013a) Invasive Fishes Generate Biogeochemical Hotspots in a Nutrient-Limited System. *PLoS One* 8:1–7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054093>
- Capps KA, Flecker AS (2013b) Invasive aquarium fish transform ecosystem nutrient dynamics. *Proc R Soc B Biol Sci* 280:1–7. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1520>
- Carignan R, Kalff J (1980) Phosphorus sources for aquatic weeds: Water or sediments. *Science* (80-) 207:987–989. <https://doi.org/10.1126/science.207.4434.987>
- Castorani MCN, Baskett ML (2020) Disturbance size and frequency mediate the coexistence of benthic spatial competitors. *Ecology* 101:1–16. <https://doi.org/10.1002/ecy.2904>
- Cavieres LA (2021) Facilitation and the invasibility of plant communities. *J Ecol* 109:2019–2028. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13627>
- Chapman DS, Gunn IDM, Pringle HEK, et al (2020) Invasion of freshwater ecosystems is promoted by network connectivity to hotspots of human activity. *Glob Ecol Biogeogr* 29:645–655. <https://doi.org/10.1111/geb.13051>
- Crossley MN, Dennison WC, Williams RR, Wearing AH (2016) The interaction of water flow and nutrients on aquatic plant growth. *Hydrobiologia* 489:63–70
- Cruz AL, Pedretti ACE, Fernandes MN (2009) Stereological estimation of the surface area and oxygen diffusing capacity of the respiratory stomach of the air-breathing armored catfish *Pterygoplichthys anisitsi* (Teleostei: Loricariidae). *J Morphol* 270:601–614. <https://doi.org/10.1002/jmor.10708>
- Cucherousset J, Olden JD (2011) Ecological impacts of nonnative freshwater fishes. *Fisheries* 36:215–230. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1080/03632415.2011.574578>
- De Roy K, Marzorati M, Negroni A, et al (2013) Environmental conditions and community evenness determine the outcome of biological invasion. *Nat Commun* 4:

<https://doi.org/10.1038/ncomms2392>

- Diagne C, Leroy B, Gozlan RE, et al (2020) InvaCost, a public database of the economic costs of biological invasions worldwide. *Sci Data* 7:1–12. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-00586-z>
- Drake JM, Lodge DM (2004) Global hot spots of biological invasions: Evaluating options for ballast-water management. *Proc R Soc B Biol Sci* 271:575–580. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2629>
- Du H, Chen Z, Mao G, et al (2019) Evaluation of eutrophication in freshwater lakes: A new non-equilibrium statistical approach. *Ecol Indic* 102:686–692. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.03.032>
- Elton CS (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London
- Esteves FA (2011) *Fundamentos de limnologia*. Interciência, Rio de Janeiro
- Fennel K, Laurent A (2018) N and P as ultimate and proximate limiting nutrients in the northern Gulf of Mexico: Implications for hypoxia reduction strategies. *Biogeosciences* 15:3121–3131. <https://doi.org/10.5194/bg-15-3121-2018>
- Filazzola A, Mahdian O, Shuvo A, et al (2020) A database of chlorophyll and water chemistry in freshwater lakes. *Sci Data* 7:1–10. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-00648-2>
- Flory SL, Bauer JT (2014) Experimental evidence for indirect facilitation among invasive plants. *J Ecol* 102:12–18. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12186>
- Galiana N, Lurgi M, Montoya JM, López BC (2014) Invasions cause biodiversity loss and community simplification in vertebrate food webs. *Oikos* 123:721–728. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00859.x>
- Gallardo B, Aldridge DC (2018) Inter-basin water transfers and the expansion of aquatic invasive species. *Water Res* 143:282–291. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2018.06.056>
- García-Berthou E, Alcaraz C, Zamora L, et al (2005) Introduction pathways and establishment rates of invasive aquatic species in Europe. *Can J Fish Aquat Sci* 463:453–463. <https://doi.org/10.1139/F05-017>
- Garcia DAZ, Orsi ML, Silva-Souza ÂT (2019) From Africa to Brazil: Detection of african *Oreochromis niloticus* parasites in Brazilian fish farms. *Acta Limnol Bras* 31:. <https://doi.org/10.1590/s2179-975x6218>
- Garcia DAZ, Almeida FS, Silva e Souza T, et al (2014) Invasion characteristics of *Pterygoplichthys ambrosettii* (Holmberg, 1893) in the lower Paranapanema River, Brazil. *J Appl Ichthyol* 30:1041–1044. <https://doi.org/10.1111/jai.12468>
- Garcia DAZ, Casimiro ACR, Orsi ML (2012) Introduction of the armored catfish, *Pterygoplichthys ambrosettii* (Holmberg, 1893), in a large effluent of the Upper Parana River basin. *J Appl Ichthyol* 28:138–139. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2011.01886.x>
- Gilioli G, Schrader G, Carlsson N, et al (2017) Environmental risk assessment for invasive alien species: A case study of apple snails affecting ecosystem services in Europe. *Environ Impact Assess Rev* 65:1–11. <https://doi.org/10.1016/j.ear.2017.03.008>

- Gois KS, Pelicice FM, Gomes LC, Agostinho AA (2015) Invasion of an Amazonian cichlid in the Upper Parana River: facilitation by dams and decline of a phylogenetically related species. *Hydrobiologia* 746:401–413. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2061-8>
- Golterman HL, Clymo RS, Ohnstad MAM (1978) *Methods for Physical and Chemical Analysis of Fresh Waters*
- Graça WJ, Pavanelli CS (2007) *Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes*. EDUEM, Maringá
- Gubiani ÉA, Ruaro R, Ribeiro VR, et al (2018) Non-native fish species in Neotropical freshwaters: how did they arrive, and where did they come from? *Hydrobiologia* 817:57–69. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3617-9>
- Haug EJ, Harris JT, Richardson RJ (2019) Monoecious *Hydrilla verticillata* development in complete darkness. *Aquat Bot* 154:28–34. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2018.12.005>
- Hershner C, Havens KJ (2008) Managing Invasive Aquatic Plants in a Changing System: Strategic Consideration of Ecosystem Services. *Conserv Biol* 22:544–550. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00957.x>
- Hussner A (2012) Alien aquatic plant species in European countries. *Weed Res* 52:297–306. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2012.00926.x>
- Jackson MC (2015) Interaction among multiple invasive animals. *Ecology* 96:2035–2041
- Júlio-Junior HF, Dei Tós C, Agostinho AA, Pavanelli CS (2009) A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the upper rio Paraná basin. *Neotrop Ichthyol* 7:709–718
- Kennedy TL, Horth LA, Carr DE (2009) The effects of nitrate loading on the invasive macrophyte *Hydrilla verticillata* and two common, native macrophytes in Florida. *Aquat Bot* 91:253–256. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2009.06.008>
- Knowler D (2005) Reassessing the costs of biological invasion: *Mnemiopsis leidyi* in the Black sea. *Ecol Econ* 52:187–199. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2004.06.013>
- Kuebbing SE, Nuñez MA (2016) Invasive non-native plants have a greater effect on neighbouring natives than other non-natives. *Nat Plants* 2:1–7. <https://doi.org/10.1038/nplants.2016.134>
- Kumschick S, Gaertner M, Vila M, et al (2015) Ecological impacts of alien species: Quantification, scope, caveats, and recommendations. *Bioscience* 65:55–63. <https://doi.org/10.1093/biosci/biu193>
- Langeland KA (1996) *Hydrilla verticillata* (L.F.) Royle (Hydrocharitaceae), “The Perfect Aquatic Weed.” *Castanea* 61:293–304
- Liang Z, Soranno PA, Wagner T (2020) The role of phosphorus and nitrogen on chlorophyll a: Evidence from hundreds of lakes. *Water Res* 185:116236. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2020.116236>
- Liu X, Yuan S, Wang H (2020) Periodic inundations drive community assembly of amphibious plants in floodplain lakes. *Hydrobiologia* 847:4207–4217. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04401-z>

- Lodge DM (1993) Biological invasions: Lessons for ecology. *Trends Ecol Evol* 8:133–137
- Louback-Franco N, Dainez-Filho MS, Souza DC, Thomaz SM (2020) A native species does not prevent the colonization success of an introduced submerged macrophyte, even at low propagule pressure. *Hydrobiologia* 847:1619–1629. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-04116-w>
- Lucero JE, Noble T, Haas S, et al (2019) The dark side of facilitation: native shrubs facilitate exotic annuals more strongly than native annuals. *NeoBiota* 44:75–93. <https://doi.org/10.3897/neobiota.44.33771>
- Mackereth FJH, Heron J, Talling JF (1978) *Water Analysis: Some Revised Methods for Limnologist*. Freshw Biol Assoc Sci Publ 120
- Madsen TV, Cedergreen N (2002) Sources of nutrients to rooted submerged macrophytes growing in a nutrient-rich stream. *Freshw Biol* 47:283–291. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00802.x>
- Makrakis S, Makrakis MC, Wagner RL, et al (2007) Utilization of the fish ladder at the Engenheiro Sergio Motta Dam, Brazil, by long distance migrating potamodromous species. *Neotrop Ichthyol* 5:197–204. <https://doi.org/10.1590/s1679-62252007000200014>
- Manolaki P, Mouridsen MB, Nielsen E, et al (2020) A comparison of nutrient uptake efficiency and growth rate between different macrophyte growth forms. *J Environ Manage* 274:1–8. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2020.111181>
- Marois DE, Mitsch WJ, Song K, et al (2015) Estimating the Importance of Aquatic Primary Productivity for Phosphorus Retention in Florida Everglades Mesocosms. *Wetlands* 35:357–368. <https://doi.org/10.1007/s13157-015-0625-7>
- Maslukah L, Zainuri M, Wirasatriya A, Salma U (2019) Spatial distribution of chlorophyll-a and its relationship with dissolved inorganic phosphate influenced by rivers in the north coast of Java. *J Ecol Eng* 20:18–25. <https://doi.org/10.12911/22998993/108700>
- Masters RA, Sheley RL (2001) Invited Synthesis Paper: Principles and practices for managing rangeland invasive plants. *J Range Manag* 54:502–517
- Mendoza-Alfaro R, Fisher JP, Courtenau W, Al E (2009) Armored Catfish (Loricariidae) Trinational Risk Assessment. *Trinational Aquat Invasive Species Risk Assess Guidel* 24–38
- Miller AD, Inamine H, Buckling A, et al (2021) How disturbance history alters invasion success: biotic legacies and regime change. *Ecol Lett* 24:687–697. <https://doi.org/10.1111/ele.13685>
- Mony C, Koschnick TJ, Haller WT, Muller S (2007) Competition between two invasive Hydrocharitaceae (*Hydrylla verticillata* (L.f.) (Royle) and *Egeria densa* (Planch)) as influenced by sediment fertility and season. *Aquat Bot* 86:236–242. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2006.11.007>
- Nico LG, Loftus WF, Reid JP (2009) Interactions between non-native armored suckermouth catfish (Loricariidae: *Pterygoplichthys*) and native Florida manatee (*Trichechus manatus latirostris*) in artesian springs. *Aquat Invasions* 4:511–519. <https://doi.org/10.3391/ai.2009.4.3.13>

- Nico LG, Martin RT (2001) The South American Suckermouth Armored Catfish, *Pterygoplichthys anisitsi* (Pisces: Loricaridae), in Texas, with Comments on Foreign Fish Introductions in the American Southwest. *Southwest Nat* 46:98–104. <https://doi.org/10.2307/3672381>
- Nobile AB, Lima FP, Freitas-Souza D, et al (2018) Distribution of non-native suckermouth armoured catfish *Pterygoplichthys ambrosettii* in the upper Paraná River basin, Brazil. *J Fish Biol* 92:1198–1206. <https://doi.org/10.1111/jfb.13561>
- Novakowski GC, Hahn NS, Fugi R (2008) Diet seasonality and food overlap of the fish assemblage in a pantanal pond. *Neotrop Ichthyol* 6:567–576. <https://doi.org/10.1590/s1679-62252008000400004>
- Orsi ML, Agostinho ÂA (1999) Introdução de espécies de peixes por escapes acidentais de tanques de cultivo em rios da Bacia do Rio Paraná, Brasil. *Rev Bras Zool* 16:557–560. <https://doi.org/10.1590/s0101-81751999000200020>
- Orsi ML, Britton JR (2014) Long-term changes in the fish assemblage of a neotropical hydroelectric reservoir. *J Fish Biol* 84:1964–1970. <https://doi.org/10.1111/jfb.12392>
- Ota RR, Deprá GDC, Graça WJ, Pavanelli CS (2018) Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes: revised, annotated and updated. *Neotrop Ichthyol* 16:1–111. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20170094>
- Persson A, Svensson JM (2006) Effects of benthivorous fish on biogeochemical processes in lake sediments. *Freshw Biol* 51:1298–1309. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01569.x>
- Piratoba ARA, Ribeiro HMC, Morales GP, Gonçalves WG e (2017) Caracterização de parâmetros de qualidade da água na área portuária de Barcarena, PA, Brasil. *Rev Ambient e Água* 12:445–458. <https://doi.org/10.4136/1980-993X>
- Rabalais NN, Nixon SW (2002) Preface: Nutrient over-enrichment of the coastal zone. *Estuaries* 24:639–639
- Rabuffetti AP, Espínola LA, Abrial E, et al (2021) The influence of hydro-climatic and anthropogenic effects on the long-term variation of commercial fisheries in a large floodplain river. *River Res Appl* 37:78–90. <https://doi.org/10.1002/rra.3741>
- Reis RB, Frota A, Depra GC, et al (2020) Freshwater fishes from Paraná State, Brazil: an annotated list, with comments on biogeographic patterns, threats, and future perspectives. *Zootaxa* 4868:451–494. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4868.4.1>
- Ricciardi A (2007) Are modern biological invasions an unprecedented form of global change? *Conserv Biol* 21:329–336. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00615.x>
- Ricciardi A (2006) Patterns of invasion in the Laurentian Great Lakes in relation to changes in vector activity. *Divers Distrib* 12:425–433. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00262.x>
- Ricciardi A (2001) Facilitative interactions among aquatic invaders: is an “invasional meltdown” occurring in the Great Lakes? *Can J Fish Aquat Sci* 2525:2513–2525. <https://doi.org/10.1139/cjfas-58-12-2513>
- Ricciardi A, Blackburn TM, Carlton JT, et al (2017) Invasion Science: A Horizon Scan of Emerging Challenges and Opportunities. *Trends Ecol Evol* 32:464–474.

<https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.007>

- Richardson DM, Allsopp N, Antonio CMD, et al (2000) Plant invasions – the role of mutualisms. *Biol Rev* 75:65–93
- Sardain A, Sardain E, Leung B (2019) Global forecasts of shipping traffic and biological invasions to 2050. *Nat Sustain* 2:274–282. <https://doi.org/10.1038/s41893-019-0245-y>
- Scorsafava MA, Souza A de, Alves GL (2017) Método espectrofotométrico na região UV a 205 nm para determinação de íon nitrato em água: validação. *Rev Inst Adolfo Lutz* 76:1–10
- Silveira MJ, Alves DC, Thomaz SM (2018) Effects of the density of the invasive macrophyte *Hydrilla verticillata* and root competition on growth of one native macrophyte in different sediment fertilities. *Ecol Res* 33:927–934. <https://doi.org/10.1007/s11284-018-1602-4>
- Silveira MJ, Thomaz SM (2015) Growth of a native versus an invasive submerged aquatic macrophyte differs in relation to mud and organic matter concentrations in sediment. *Aquat Bot* 124:85–91. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2015.03.004>
- Silveira MJ, Thomaz SM, Mormul RP, Camacho FP (2009) Effects of desiccation and sediment type on early regeneration of plant fragments of three species of aquatic macrophytes. *Int Rev Hydrobiol* 94:169–178. <https://doi.org/10.1002/iroh.200811086>
- Simberloff D (2006) Invasional meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? *Ecol Lett* 9:912–919. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00939.x>
- Simberloff D, VonHolle B (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol Invasions* 1:21–32
- Søndergaard M, Lauridsen TL, Johansson LS, Jeppesen E (2017) Nitrogen or phosphorus limitation in lakes and its impact on phytoplankton biomass and submerged macrophyte cover. *Hydrobiologia* 795:35–48. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3110-x>
- Sousa WTZ (2011) *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae), a recent invader threatening Brazil's freshwater environments: A review of the extent of the problem. *Hydrobiologia* 669:1–20. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0696-2>
- Sousa WTZ, Thomaz SM, Murphy KJ, et al (2009) Environmental predictors of the occurrence of exotic *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle and native *Egeria najas* Planch. in a sub-tropical river floodplain: the Upper River Paraná, Brazil. *Hydrobiologia* 632:65–78. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9828-3>
- Sousa WTZ, Thomaz SM, Murphy KJ (2010) Response of native *Egeria najas* Planch. and invasive *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle to altered hydroecological regime in a subtropical river. *Aquat Bot* 92:40–48. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2009.10.002>
- Souza DC, Cunha ER, Murillo RDA, et al (2017) Species inventory of aquatic macrophytes in the last undammed stretch of the Upper Paraná River, Brazil. *Acta Limnol Bras* 29:1–15. <https://doi.org/10.1590/s2179-975x6017>
- Sternler RW (1990) The ratio of nitrogen to phosphorus resupplied by herbivores: zooplankton and the algal competitive arena. *Am Nat* 136:209–229. <https://doi.org/10.1086/285092>
- Strayer DL (2010) Alien species in fresh waters: Ecological effects, interactions with other

- stressors, and prospects for the future. *Freshw Biol* 55:152–174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02380.x>
- Tang Y, Fu B, Zhang X, Liu Z (2019) Nutrient addition delivers growth advantage to *Hydrilla verticillata* over *Vallisneria natans*: A mesocosm study. *Knowl Manag Aquat Ecosyst* 2019-Janua: <https://doi.org/10.1051/kmae/2018046>
- Thomaz SM, Carvalho P, Padial AA, Kobayashi JT (2009) Temporal and spatial patterns of aquatic macrophyte diversity in the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian J Biol* 69:617–625
- Thomaz SM, Chambers PA, Pierini SA, Pereira G (2007) Effects of phosphorus and nitrogen amendments on the growth of *Egeria najas*. *Aquat Bot* 86:191–196. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2006.10.004>
- Van TK, Wheeler GS, Center TD (1999) Competition between (*Hydrilla verticillata*) and *Vallisneria americana* as influenced by soil fertility. *Aquat Bot* 62:225–233
- Vanni MJ (2002) Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems. *Annu Rev Ecol Syst* 33:341–370. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150519>
- Vermeij GJ (1991) When Biotas Meet: Understanding Biotic Interchange. *Science* (80-) 253:1099–1104
- Vilà M, Basnou C, Pyšek P, et al (2010) How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Front Ecol Environ* 8:135–144. <https://doi.org/10.1890/080083>
- Vilà M, Hulme PE (2017) *Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services*. Springer International Publishing, Cham, Switzerland
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Wesrbrooks R (1996) Biological Invasions as Global Environmental Change. *Am Sci* 84:468–478
- Vitule JRS, Occhi TVT, Carneiro L, et al (2021) Non-native Species Introductions, Invasions, and Biotic Homogenization in the Atlantic Forest. In: *The Atlantic Forest*. Springer, Cham, pp 269–295
- Walters DM, Blum MJ, Rashleigh B, et al (2008) Red shiner invasion and hybridization with blacktail shiner in the upper Coosa River, USA. *Biol Invasions* 10:1229–1242. <https://doi.org/10.1007/s10530-007-9198-6>
- Wang JW, Yu D, Xiong W, Han YQ (2008) Above- and belowground competition between two submersed macrophytes. *Hydrobiologia* 607:113–122. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9371-7>
- Wetzel RG (1983) *Limnology*. Saunders, Philadelphia
- Williamson MH, Griffiths B (1996) *Biological Invasions*. Springer Science & Business, Berlin
- Wu LW, Liu CC, Lin SM (2011) Identification of exotic sailfin catfish species (*Pterygoplichthys*, Loricariidae) in Taiwan based on morphology and mtDNA sequences. *Zool Stud* 50:235–246
- Yuan EC (1992) Fish populations of lentic environments of the Paraná River. *Hydrobiologia* 237:159–173. <https://doi.org/10.1007/BF00005848>

Zhu J, Xu X, Tao Q, et al (2017) High invasion potential of *Hydrilla verticillata* in the Americas predicted using ecological niche modeling combined with genetic data. *Ecol Evol* 7:4982–4990. <https://doi.org/10.1002/ece3.3072>