

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

LUCAS ASSUMPCÃO LOLIS

Associação entre a biomassa da macrófita invasora *Eichhornia crassipes* e a diversidade de macrófitas em áreas nativas e exóticas

Maringá
2018

LUCAS ASSUMPCÃO LOLIS

Associação entre a biomassa da macrófita invasora *Eichhornia crassipes* e a diversidade de macrófitas em áreas nativas e exóticas

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 Ciências Ambientais.
Área de concentração: Ciências Ambientais.

Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz

Coorientador: Prof. Dr. Zhongqiang Li

Maringá
2018

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

- L837a Lolis, Lucas Assumpção, 1993-
Associação entre a biomassa da macrófita invasora *Eichhornia crassipes* e a diversidade de macrófitas em áreas nativas e exóticas / Lucas Assumpção Lolis.-- Maringá, 2018.
25 f. : il.
- Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)-- Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2018.
Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.
Coorientador: Prof. Dr. Zhongqiang Li.
1. Invasões biológicas - Ecologia - Impactos. 2. Macrófitas aquáticas (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms "aguapé" - Associação - Comunidades. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -577.18
NBR/CIP - 12899 AACR/2

LUCAS ASSUMPCÃO LOLIS

Associação entre a biomassa da macrófita invasora *Eichhornia crassipes* e a diversidade de macrófitas em áreas nativas e exóticas

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 Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

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

Prof.^a Dr.^a Thaísa Sala Michelin
Universidade Federal do Pará (UFPA)

Dr. Márcio José da Silveira
PEA/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 19 de setembro de 2018.

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

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Pesquisas (CNPq) pela bolsa de mestrado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES/PROEX) pelo financiamento das pesquisas desenvolvidas.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA), e todos os seus docentes, que contribuíram para minha formação.

Ao meu orientador Dr. Sidinei Magela Thomaz, por todo aprendizado científico e entusiasmo pela pesquisa que foram transmitidos, pela amizade e também enorme disponibilidade para atender e apoiar seus alunos.

À professora Dr.^a Evanilde Benedito e Dr. Bruno Renaly Figueiredo que me apoiaram e contribuíram muito no meu aprendizado sobre ciência durante toda a graduação.

À minha família e meus pais pelo grande amor e apoio nestes anos.

Aos amigos e amigas do Laboratório de Macrófitas Aquáticas e outros laboratórios: Mané, Márcio, Thaísa, Eduardo, Danielle, Douglas, Nayara, Mário, Mika, Raytha, Mari, Rodrigo, Bruno, Danilo, por todo o grande auxílio neste e demais projetos, pela amizade e conhecimentos compartilhados.

Ao Laboratório de Limnologia, especialmente Sue Ellen e Natália Santana, pelo apoio e ensinamentos sobre as análises.

A todos os docentes e funcionários do Núcleo de Pesquisa em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) e do Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA), os quais auxiliam muito nossa pós-graduação, em especial Jocemara, Bete, Seu Ni, Seu Celso, Tião, Alfredo, Gazo, Chiquinho, Salete, João, Norton, Cecília e Marlyze.

Aos queridos amigos da turma da cachu, Gabs, Cari, Art e Isa por todo amor, risadas proporcionadas e rolês.

Associação entre a biomassa da macrófita invasora *Eichhornia crassipes* e a diversidade de macrófitas em áreas nativas e exóticas

RESUMO

Espécies transportadas pelo homem além de suas barreiras naturais de dispersão podem ultrapassar filtros bióticos e abióticos e se estabelecer com sucesso no ambiente não-nativo, eventualmente gerando intensos impactos ecológicos e econômicos. Interações bióticas, como a competição com espécies nativas podem restringir o sucesso de invasoras. Testou-se a hipótese do “impacto – resistência biótica”, que prediz uma relação negativa entre impacto de espécies invasoras e a biodiversidade de locais invadidos. Essa abordagem considerou utilizar *habitats* nativos como controle, pois a expectativa de maior impacto em ambientes exóticos raramente tem sido comparada com a comunidade nativa. As previsões esperadas foram as seguintes: i) ao longo de um gradiente de biomassa da espécie invasora, ocorresse maior redução da riqueza, diversidade de shannon, equabilidade e cobertura de macrófitas em comunidades na área de ocorrência exótica do que nativa; ii) ocorresse diferença do número acumulado de espécies entre quadrados dominados e não dominados pela invasora apenas na área exótica; iii) a dominância da invasora promovesse maior diferenciação na composição de espécies e redução da diversidade beta na área de ocorrência exótica do que nativa. Amostrou-se quadrados em um gradiente de biomassa de *E. crassipes* no Brasil e China, registrando-se a ocorrência de espécies de macrófitas aquáticas e atributos da comunidade. Analisou-se a primeira previsão com regressões relacionando atributos da comunidade (Riqueza, Shannon, equabilidade, cobertura de macrófitas) com a biomassa de *E. crassipes*, tendo como fator categórico, a área de ocorrência (nativa ou exótica). Os efeitos na composição foram analisados por Permanova e Permdisp para comparar diferenças nas espécies e diversidade beta entre locais dominados e não dominados por *E. crassipes*, no Brasil e China. Demonstrou-se que a biomassa de *E. crassipes* se relacionou negativamente com riqueza e abundância de macrófitas apenas na área exótica de ocorrência (China). A composição de espécies e diversidade beta diferiu entre locais dominados e não dominados por *E. crassipes* (China). A competição por luz parece ser determinante para diminuição de ocorrência de espécies submersas. Ressalta-se também, o papel de *E. crassipes* como espécie engenheira que modifica o *habitat*, e diminui a heterogeneidade da região litorânea desfavorecendo espécies raras da região exótica. Essa homogeneização do ambiente também se refletiu na redução da diversidade beta de comunidades densamente ocupadas pela invasora somente na China, enquanto no Brasil a dispersão das comunidades de locais dominados e não dominados foi semelhante.

Palavras-chave: Impacto. Resistência Biótica. Aguapé. Região exótica. Potencial invasor. Biogeografia.

Association between invasive *Eichhornia crassipes* biomass and macrophyte diversity in native and exotic occurrence ranges

ABSTRACT

Species transported beyond their natural dispersion barriers can overcome biotic and abiotic filters, successfully establish in the non-native range of occurrence, eventually leading to serious ecological and economic impacts. Biotic interactions, as competition with native species can limit invasives success. We tested the "impact-biotic resistance" hypothesis, which predicts a negative relationship between invasive species impact and biodiversity in invaded sites. This was tested using native ecosystems as control, considering that higher impact expectation in exotic range is rarely compared with native communities ecology. We expected to observe: i) higher community attributes (richness, shannon diversity, equitability, macrophyte cover) reduction along *E. crassipes* abundance gradient in invaded communities than native ones; ii) differences in accumulated species number between dominated and non-dominated quadrats in exotic range only; iii) higher invasive effect on species composition and beta diversity reduction in exotic range than native ones. We sample macrophyte beds with quadrats and quantify species occurrence and community attributes. We use regressions to relate these attributes (Richness, Shannon, Equitability) to *E. crassipes* biomass, and the factor range of occurrence (native and exotic). Community changes were assessed with Permanova and Permdisp analysis to compare species and beta diversity between dominated and not dominated sites in Brazil and China. Results showed that *E. crassipes* biomass negatively related to richness and total macrophyte abundance in the exotic range. The species composition and beta diversity differed between dominated and not dominated sites in China. Light competition is the possible factor for reduction in submersed species occurrence. *E. crassipes* role as engineer species decreases littoral region habitat heterogeneity affecting rare species in the exotic range. This habitat homogenization is also reflected in beta diversity reduction in dominated communities by the invasive species in China, which did not occur in Brazil.

Keywords: Impact. Biotic resistance. Water hyacinth. Exotic range. Invasibility. Biogeography.

Dissertação elaborada e formatada conforme as
normas da publicação científica
Invasion Biology. Disponível em:
<http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10530?detailsPage=pltc_1060750>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	8
2	MÉTODOS	11
2.1	AMOSTRAGEM.....	11
2.2	ANÁLISE DOS DADOS.....	12
3	RESULTADOS	13
4	DISCUSSÃO	17
	REFERÊNCIAS	21

1 INTRODUÇÃO

O processo de introdução biótica se inicia no transporte de uma espécie para regiões situadas além de barreiras naturais de dispersão desta, geralmente por ações antrópicas de forma acidental ou intencional. Uma vez que barreiras de dispersão são ultrapassadas, espécies introduzidas podem se estabelecer quando apresentarem adaptabilidade para as novas condições bióticas e abióticas (Richardson et al. 2000). Entre os filtros bióticos que limitam o sucesso de uma espécie invasora, a diversidade de espécies nativas tem sido considerada importante (hipótese da resistência biótica; Elton 1958), sendo que ecossistemas mais diversos em geral são mais resistentes às invasões. Porém, as espécies que conseguem ultrapassar os filtros bióticos e abióticos e se estabelecer com sucesso podem gerar impactos ecológicos sobre espécies nativas (Richardson et al. 1989; Bímová et al. 2004; Davis 2009; Hejda et al. 2009). Entre os impactos encontram-se a diminuição na diversidade e alterações na composição e biomassa de comunidades nativas (Flory e Clay 2010). Dessa forma, invasões biológicas podem afetar a diversidade de espécies localmente ou em escala global (Sala et al. 2000), além de demandar grandes esforços econômicos para seu controle (Pimentel et al. 2000).

Ecossistemas aquáticos continentais são considerados como altamente susceptíveis a invasões biológicas (Shea e Chesson 2002) e apresentam altas taxas de extinção (Strayer 2010). Nestes ambientes, a diversidade de organismos e serviços ecossistêmicos são favorecidos pela presença de macrófitas aquáticas (Engelhardt e Ritchie 2001; Thomaz e Cunha 2010), com efeitos também na estruturação do *habitat* e características químicas da água. Dessa forma, a introdução de plantas aquáticas não nativas tem grande potencial de gerar impactos sobre as comunidades receptoras, principalmente quando as espécies invasoras se tornam dominantes nas comunidades em que são introduzidas (Capers et al. 2007).

Eichhornia crassipes (Mart.) Solms, popularmente conhecida como aguapé, é reconhecida por possuir uma grande capacidade invasora (Lu et al. 2007). Esta espécie invadiu ecossistemas em todos os continentes e é considerada uma das 100 piores invasoras do planeta (Lowe et al. 2000). Apresenta elevada taxa de crescimento populacional, dobrando biomassa em menos de 12 dias (Lowe et al. 2000; Cook 1990), possui rápida reprodução assexuada clonal (Xie et al. 2004), ou sexuada com a formação de sementes capazes de ficarem viáveis por longos períodos (Barret 1980; Sullivan e Wood 2012). Nos locais onde esta espécie é introduzida, observam-se processos considerados típicos de uma invasão biológica, como rápido crescimento populacional, colonização de novas áreas e estabelecimento de dominância (Chu et al. 2006). A cobertura de grandes áreas por plantas aquáticas flutuantes, como ocorre em

locais onde *E. crassipes* é introduzida (Chu et al. 2006; Lu et al. 2007), têm grande potencial de impactar a comunidade nativa presente sob elas (Janse e Van Puijenbroek 1998; Capers et al. 2007). Os impactos decorrem da redução da disponibilidade de nutrientes e luz para espécies nativas da comunidade, redução das concentrações de oxigênio, entre outros mecanismos (Scheffer et al. 2003; Villamagna e Murphy 2010). Devido à possibilidade de gerar tais alterações no ambiente, *Eichhornia crassipes* pode ser considerada uma espécie engenheira (Crooks 2002), cujos impactos podem ser de difícil controle (Toft et al. 2003), sendo que a dominância de plantas flutuantes constitui um estado estável do ambiente, com capacidade auto estabilizadora (Scheffer et al. 2003).

O aguapé foi introduzido da América do Sul para a China indiretamente, chegando na parte continental do país em 1930 a partir de populações da ilha de Taiwan, e introduzida em Taiwan por populações do Japão em 1901 (Li e Xie 2002 apud Lu et al. 2007). A rápida expansão dessa espécie é atribuída ao seu uso para alimentação de animais a partir de 1930. O cultivo intencional desta espécie aumentou a pressão de propágulos, de uma população pré-adaptada às variações ambientais da área exótica, o que facilitou seu estabelecimento (Blackburn et al. 2011). É reconhecido o potencial de impacto ecológico de *E. crassipes* sobre as comunidades e ecossistemas nativos na China (Chu et al. 2006) como a diminuição na diversidade de espécies nativas em lagos densamente ocupados pela invasora (Lu et al. 2007). Além disso, esta espécie tem imposto dificuldades para o uso de ambientes aquáticos para navegação e irrigação (Fenghui et al. 2002). Desta forma, a invasão de *E. crassipes* requisiu grande investimento econômico do governo chinês pra sua remoção (Lu et al. 2007), mas medidas de remoção mecânica têm sido custosas e pouco eficientes, enquanto o controle químico pode representar um risco à biota nativa. O controle biológico apresentou resultados positivos no controle dessa espécie invasora em algumas regiões (Ding et al. 2001; Chu et al. 2006).

Estudos que focam os impactos de espécies invasoras sobre comunidades nativas frequentemente têm empregado duas abordagens principais. A abordagem “space for time” (espaço pelo tempo) compara atributos da comunidade de dois locais, um invadido e outro não invadido por uma espécie exótica. Essa abordagem pode trazer um grau de incerteza por não se saber se havia diferenças entre os locais antes do processo de invasão, levando a dúvidas se diferenças detectáveis são realmente direcionados pela chegada e efeito da espécie invasora (Thomaz et al. 2012; Sax et al. 2014). A abordagem temporal analisa atributos de uma comunidade que esteja sendo ocupada por uma invasora ao longo do tempo, e carece de um controle espacial, pois mudanças nos atributos da comunidade podem estar sendo influenciadas

por fatores em maior escala que atuam também nos locais não invadidos. Atualmente estas duas abordagens são utilizadas em estudos de invasão biológica estudando apenas as comunidades do local em que está ocorrendo o processo de invasão de uma espécie exótica (Hiero et al. 2005).

Neste contexto, uma abordagem que fornece contribuição adicional para a compreensão das alterações nas comunidades devido ao estabelecimento de espécies invasoras é comparar a ecologia destas espécies em sua área nativa e exótica. Um primeiro passo envolvendo esta abordagem seria descrever a abundância relativa de uma espécie em sua área nativa e exótica, pois a hipótese frequentemente aceita de que espécies introduzidas promovem maior impacto em áreas exóticas do que nativas é pouco testada quantitativamente (Hiero et al. 2005). Um estudo utilizando essa abordagem em ecossistemas terrestres demonstrou que comunidades nativas são mais eficientes em suportar alta densidade de uma espécie invasora do que comunidades não nativas (Hejda 2013). Porém, tanto quanto sabemos, enfoque semelhante nunca foi empregado em ecossistemas aquáticos. Assim, estudos com esse enfoque seriam primordiais para compreender a relação e os potenciais impactos que *E. crassipes* causa nas comunidades recipientes.

Neste trabalho testou-se a hipótese do “impacto – resistência biótica” (Jeschke et al., 2018), segundo a qual ecossistemas com maior biodiversidade estão associados a menores níveis de impacto de invasoras do que ecossistemas com menor biodiversidade. Tendo em vista que essa hipótese foi testada comparando-se áreas nativas e exóticas de ocorrência, tínhamos como expectativa que a relação negativa entre atributos da comunidade e biomassa de *E. crassipes* seria mais intensa na área onde a macrófita é exótica do que em sua área nativa. Se confirmada essa hipótese, as seguintes previsões são esperadas: i) ao longo de um gradiente de biomassa da espécie invasora, ocorre maior redução da riqueza, diversidade de Shannon, equabilidade e cobertura de macrófitas em comunidades na área de ocorrência exótica do que nativa; ii) ocorre diferença no número acumulado de espécies entre quadrados dominados e não dominados pela invasora apenas na área exótica; e que iii) a dominância da invasora promove maior diferenciação na composição de espécies e redução da diversidade beta na área de ocorrência exótica do que nativa.

2 MÉTODOS

2.1 AMOSTRAGEM

As áreas selecionadas como região geográfica de ocorrência nativa e exótica de *Eichhornia crassipes* foram Brasil e China. Ambas regiões possuem clima subtropical úmido na classificação de Köpen-Geiger (Rubel and Kottek 2010). Além disso, como a dinâmica dos bancos de macrófitas apresentam sazonalidade, os períodos de amostragem foram outubro de 2016, na China, e abril de 2017 no Brasil, correspondendo ao outono nos dois países. Nestes meses, a precipitação e temperatura média dos últimos anos foram de 120mm e 22°C no Brasil e 101mm e 18°C China (Lawrimore et al. 2011).

Trinta e quatro locais foram amostrados nos dois países, incluindo diversos ambientes (lagoas, áreas inundadas e rios). Assim, coletou-se a maior parte das espécies de macrófitas aquáticas que podem co-ocorrer com *E. crassipes* nas duas regiões.

Em cada ambiente um banco de macrófita foi amostrado utilizando um quadrado de 1 x 1m, lançado aleatoriamente a partir do centro deste banco. Os bancos foram selecionados para amostrar comunidades ao longo de um gradiente de biomassa de *E. crassipes*. Consideramos a utilização da biomassa por esta variável ser considerada boa indicadora de impacto de uma espécie invasora (Theoharides e Dukes 2007; Jeschke et al. 2018). Optou-se por amostrar sempre bancos de macrófitas que se apresentavam bem desenvolvidos (ocupando mais de 10m ao longo da margem) e em profundidade de 0,5-1,5m. em ambos países. Em cada ponto também foram quantificadas as variáveis turbidez, condutividade e temperatura da água.

Estimou-se visualmente a porcentagem de cobertura (%) de todas as espécies de macrófitas aquáticas presentes em cada quadrado. As plantas submersas foram amostradas utilizando um garfo na área delimitada pelo quadrado, sendo as porcentagens de cada espécie definidas pelo volume de plantas coletado pelo garfo. Amostras de cada espécie foram coletadas para identificação em laboratório. Toda a biomassa de *E. crassipes* no interior dos quadrados foi coletada manualmente, lavada para retirada de sedimentos e seca a 80°C até atingir peso constante.

Para cada amostra foram obtidos valores de riqueza (número de espécies, S), diversidade (índice de Shannon; H') e equabilidade de Pielou (J) (calculados utilizando-se o grau de cobertura das espécies).

2.2 ANÁLISE DOS DADOS

As variáveis abióticas foram comparadas por teste t-student para verificar se a mesma variabilidade de condições foi amostrada nas regiões de ocorrência nativa (Brasil) e exótica (China). Apenas condutividade ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) diferiu entre os países sendo este efeito controlado nas análises posteriores. Além disso, a condutividade foi incluída no modelo por ser uma variável importante relacionada a variações na riqueza de comunidades de macrófitas (Rolon e Maltchik 2006).

Para testar a relação entre o gradiente de ocupação da invasora *Eichhornia crassipes* e os atributos da comunidade (riqueza, diversidade, equabilidade, cobertura total de macrófitas) foram ajustados quatro modelos de regressão, um para cada variável dependente. As variáveis preditoras utilizadas foram a biomassa de *E. crassipes*, os locais (Brasil e China) e a condutividade, bem como a interação entre a biomassa de *E. crassipes* e os locais. As estimativas de interesse para verificar a primeira predição da hipótese são os parâmetros da interação entre a biomassa de *E. crassipes* e o local. Interações significativas indicariam que o efeito da biomassa de *E. crassipes* sobre os atributos da comunidade são distintos entre os locais, e, no caso de ser negativa, representa que na China, a biomassa da invasora está relacionada com redução das métricas avaliadas.

As distribuições de probabilidades assumidas para as variáveis dependentes riqueza, diversidade de Shannon, equabilidade e cobertura de macrófitas foram binomial negativa (função de ligação log), lognormal (função de ligação identidade), beta (função de ligação logit) e lognormal (função de ligação identidade) respectivamente. Os modelos foram estimados por meio da abordagem bayesiana e as distribuições posteriores foram obtidas usando um método determinístico para a solução de integrais, INLA (do inglês, “Integrated Nested Laplace Approximations”). As distribuições a priori dos parâmetros foram vagas conforme as opções default da rotina da biblioteca “INLA” (Rue et al. 2016) do software R (The R Project for Statistical Computing, <http://www.r-project.org/>). Usamos a estatística bayesiana porque essa abordagem apresenta vantagens para conjunto de dados com baixo número de amostras (Zhang et al. 2007), como neste estudo.

Para verificar os efeitos da espécie estudada sobre outros aspectos da diversidade (riqueza total, composição e diversidade beta) optamos por representar a ocupação dessa invasora de maneira categorizada. Dessa forma a partir a partir do valor mediano de biomassa de *E. crassipes* encontrado nos dois países (205g), quadrados dominados foram definidos como aqueles em que a biomassa de *E. crassipes* foi maior ou igual a 205g e não dominados os com

biomassa menor que 205g. Portanto, ao todo 17 unidades amostrais correspondem a cada combinação de fatores (país e dominância).

Para representar e comparar o número total de espécies que esperava-se observar em quadrados dominados e não dominados por *E. crassipes* curvas de acumulação de espécies foram feitas (R, vegan package) para cada categoria e país, utilizando os quadrados como unidades amostrais, e estes foram adicionados por randomização para estimativa da curva (R, vegan package).

Para testar diferenças na composição das comunidades e diversidade beta entre quadrados dominados e não dominados por *E. crassipes* usamos dados de presença e ausência de espécies e a dissimilaridade de Jaccard como medida de distância entre as comunidades. Foi utilizada uma análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA; Anderson 2005) para comparar diferenças entre a composição de espécies de comunidades em quadrados dominados e não dominados por *E. crassipes*, no Brasil e China. Para checar diferenças na diversidade beta de comunidades que ocorrem em quadrados dominados e não dominados por *E. crassipes* no Brasil e China, foi aplicada uma análise permutacional de dispersão multivariada (PERMDISP; Anderson 2006). A estatística F foi estimada utilizando 999 randomizações com método de Monte Carlo. Estes testes permitiram testar as predições que i) na China haveria maior diferença entre a composição de espécies de quadrados dominados e não dominados pela invasora; ii) a que redução da diversidade beta (indicada pela PERMDISP) seria maior na China do que no Brasil.

Todas as análises foram realizadas no programa R (The R Project for Statistical Computing, <http://www.r-project.org/>).

3 RESULTADOS

O número total de espécies de macrófitas registradas nos dois países foi semelhante: 34 espécies no Brasil e 32 na China. O número de espécies de macrófitas por m² (excetuando-se *E. crassipes*) oscilou entre 1-12 no Brasil e entre 0-9 na China. A riqueza de espécies apresentou associação com a biomassa de *E. crassipes* de maneira dependente do país (Fig. 1a). Na China, houve diminuição da riqueza de espécies com aumento da biomassa de *E. crassipes* (intervalo de credibilidade do parâmetro Biomassa:China para variável riqueza não contém o zero; Tabela 1).

O índice de diversidade de Shannon e equabilidade (Fig. 1b e c) não apresentaram relação com a biomassa da espécie *Eichhornia crassipes*, tanto no Brasil como na China (intervalos de credibilidade dos parâmetros biomassa e biomassa:China para as variáveis diversidade de Shannon e equabilidade não contém o zero; Tabela 1).

A cobertura total de macrófitas aquáticas (Fig. 1d) não teve associação com a biomassa de *E. crassipes*, independentemente do país. No entanto, a biomassa de *E. crassipes* interagiu com o fator país, apresentando efeito negativo sobre a cobertura total de macrófitas na China (intervalo de credibilidade do parâmetro biomassa:China para a variável cobertura de macrófitas não contém o zero; Tabela 1).

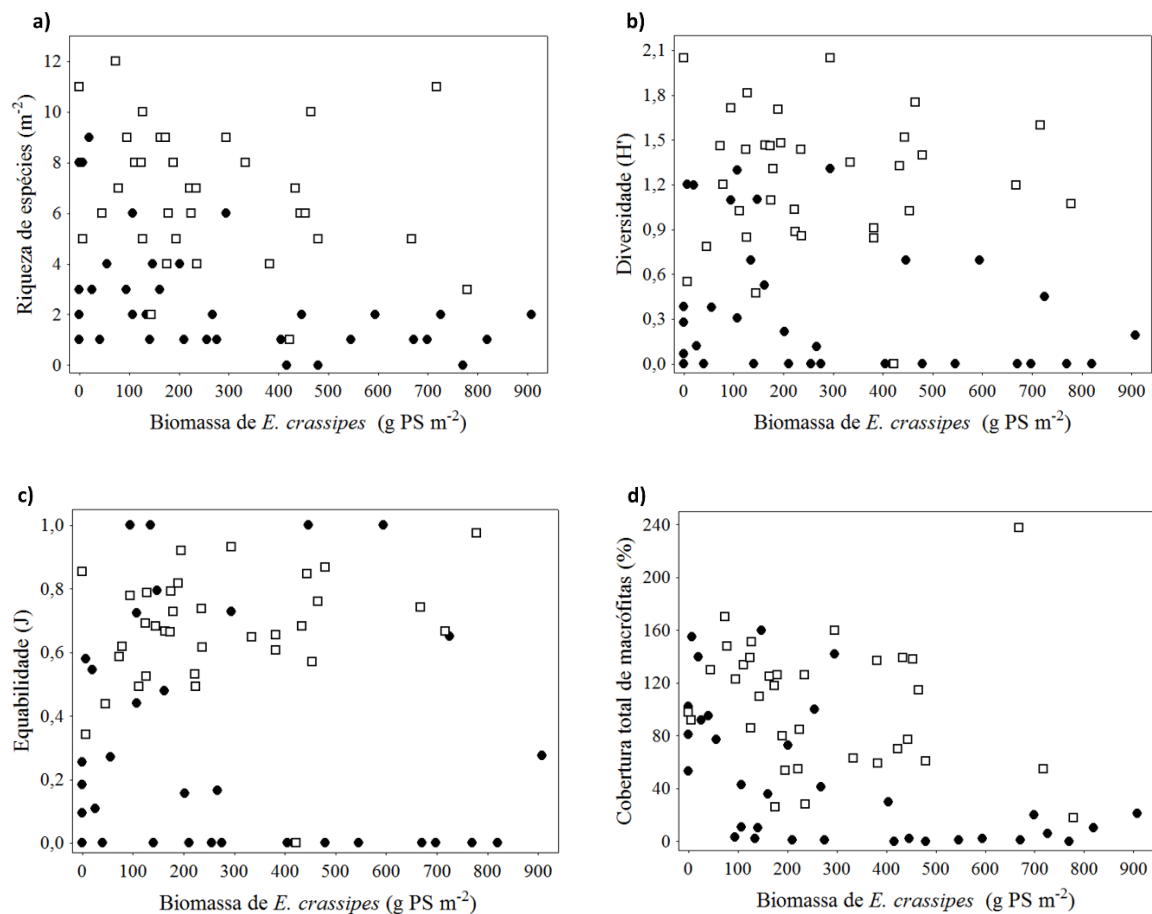


Figura 1. Gráficos de dispersão mostrando a relação entre a biomassa da espécie *E. crassipes* e riqueza de espécies (a), diversidade (b), equabilidade (c) e cobertura total de macrófitas aquáticas (d). Quadrados indicam dados do Brasil e círculos da China.

Tabela 1. Estimativas pontuais (médias das distribuições *a posteriori*) e o intervalo de credibilidade (percentis 2.5% e 97.5% das distribuições *a posteriori*). * Estimativas significativamente diferentes de 0.

		Média	Percentis	
			2.5%	97.5%
<i>Riqueza</i>	Intercepto	2.0161*	1.7768	2.2494
	Biomassa	-0.0005	-0.0012	0.0002
	China	-0.7065*	-1.3041	-0.1326
	Condutividade	0.0004	-0.0014	0.0022
	Biomassa:China	-0.0015*	-0.0028	-0.0002
<i>Equabilidade</i>	Intercepto	0.1373	-0.6118	0.8891
	Biomassa	0.0002	-0.0020	0.0025
	China	-0.3513	-1.6494	0.9515
	Condutividade	0.0012	-0.0025	0.0050
	Biomassa:China	-0.0019	-0.0047	0.0009
<i>Diversidade (índice de Shannon)</i>	Intercepto	0.1263	-1.2039	1.4553
	Biomassa	-0.0007	-0.0046	0.0033
	China	-2.6221*	-4.9425	-0.3034
	Condutividade	0.0013	-0.0051	0.0078
	Biomassa:China	-0.0031	-0.0081	0.0018
<i>Cobertura total</i>	Intercepto	4.7145*	3.4888	5.9392
	Biomassa	-0.0009	-0.0045	0.0028
	China	-1.2053	-3.3437	0.9315
	Condutividade	0.0013	-0.0047	0.0073
	Biomassa:China	-0.0049*	-0.0094	-0.0003

Em relação ao número total de espécies observado, os quadrados dominados por *E. crassipes* apresentaram menos espécies do que os não dominados, tanto no Brasil como na China. A diferença entre locais foi consideravelmente maior na China (aproximadamente 15 espécies) do que no Brasil (5 espécies) (Fig. 2).

A composição das assembleias em quadrados dominados e não dominados por *E. crassipes* não diferiu significativamente no Brasil (Pseudo- $F_{1,33} = 0,95$; p-valor = 0,510), enquanto que na China houve diferença significativa (Pseudo- $F_{1,33} = 4,69$; p-valor < 0,001). A estimativa do parâmetro referente a diferenças na dispersão (diversidade beta) entre comunidades dominadas e não dominadas foi de 0,013 (IC95% = -0,08; 0,11) no Brasil. Isso indica que não há diferença significativa na diversidade beta entre quadrados dominados e não dominados por *E. crassipes* (p-valor = 0,9836) (Fig. 3). Na China, esta estimativa foi de -0,22 (IC95% = -0,32; -0,13), portanto a diversidade beta em pontos dominados por *E. crassipes* é significativamente menor do que os não dominados (p-valor < 0,0001) (Fig. 3).

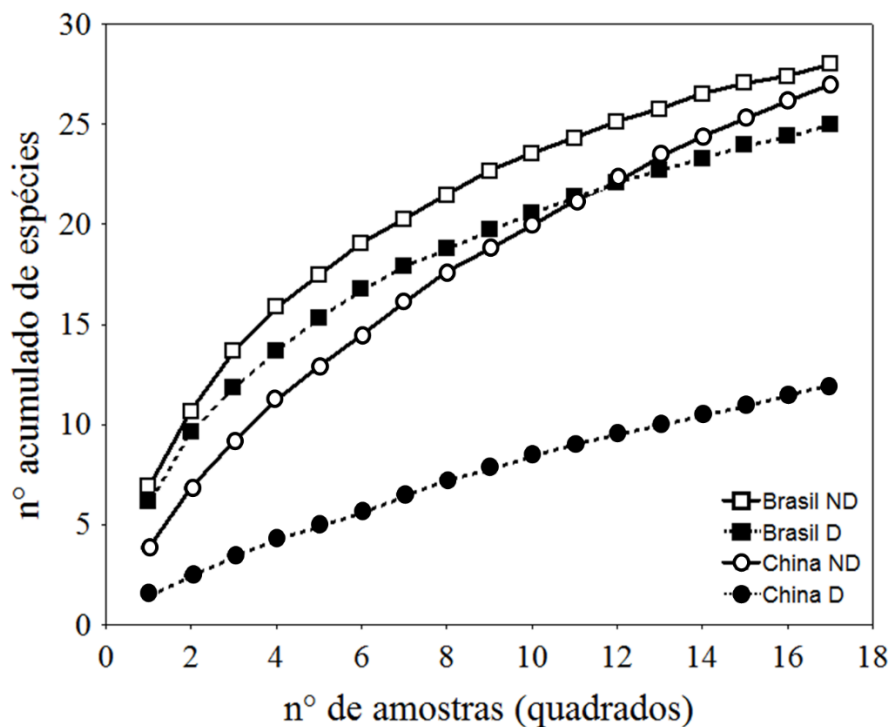


Figura 2. Número acumulado de espécies em quadrados. D = quadrados dominados por *E. crassipes*. ND = quadrados não dominados por *E. crassipes*. Quadrados dominados e não dominados foram determinados, respectivamente, como sendo os pontos com biomassa maior e menor do que a mediana.

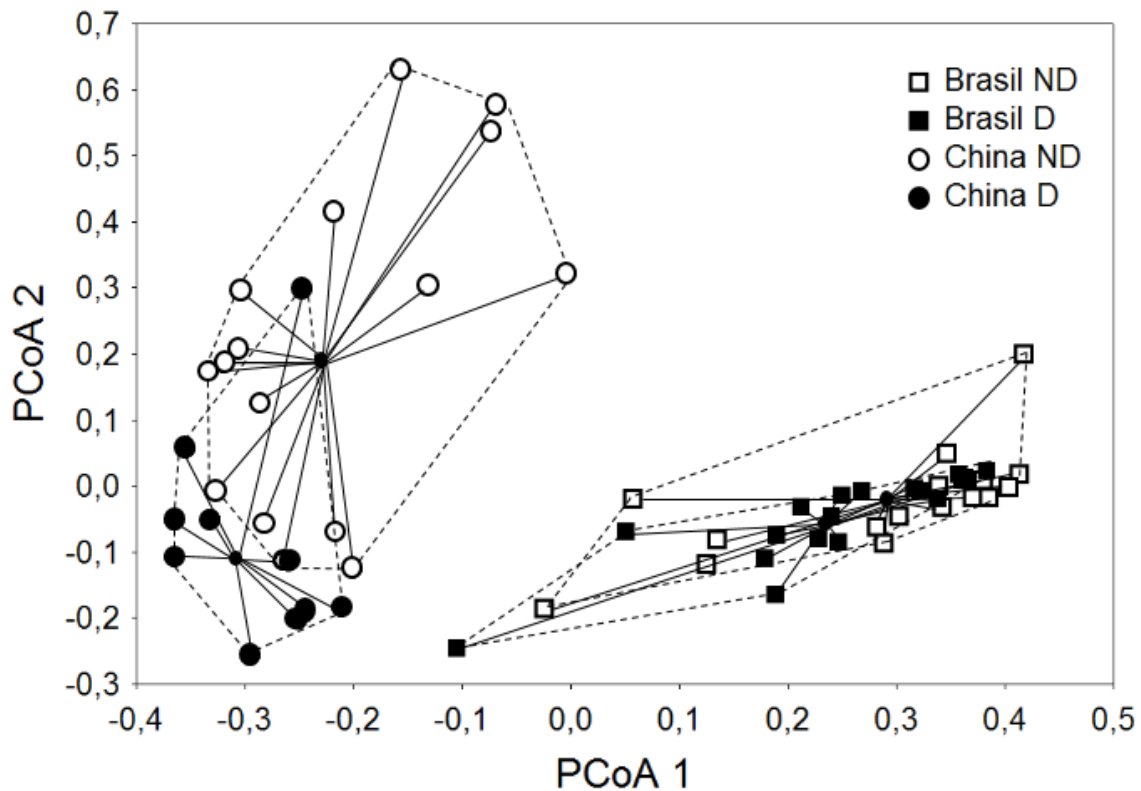


Figura 3. Ordenação dos quadrados amostrados. Coordenadas principais em função da ocupação de *E. crassipes* (D = quadrados dominados; ND = quadrados não dominados)

4 DISCUSSÃO

Os resultados obtidos evidenciaram que a riqueza de espécies e a abundância de macrófitas nativas correlacionaram-se negativamente com a abundância de *E. crassipes* nos ecossistemas onde ela foi introduzida (China), mas que isso não foi observado em sua área nativa (Brasil). Assim, os resultados corroboram a hipótese do “impacto – resistência biótica” (Jeschke et al. 2018), segundo a qual ecossistemas com maior biodiversidade são mais resistentes à invasão do que aqueles com menor biodiversidade, levando a menores níveis de impacto nos ecossistemas mais diversos. Estudos prévios demonstraram que a presença de macrófitas invasoras causam impactos na área introduzida, tendo relação com redução na riqueza e alteração de composição de espécies nas comunidades (Stiers et al. 2011; Mjelde et al. 2012). Neste estudo, ao utilizarmos dados da região nativa como controle, demonstramos que estes impactos estão relacionados ao processo de invasão e que não são registrados na área nativa.

A abordagem que aplicamos foi observacional, não delineada para testar os mecanismos que geram os resultados encontrados. Porém, estes podem ser indicados com base em outros estudos e experimentos. Semelhante ao observado neste estudo, riqueza e densidade de macrófitas nativas de macrófitas tiveram relação inversa com o sucesso de invasoras (Michelan et al. 2010, 2013; Carniatto et al. 2013). Sendo assim, na área exótica de ocorrência de *E. crassipes*, os locais com maior riqueza e, portanto, complementaridade no uso de recursos (Fargione e Tilman 2005), podem ter sido menos favoráveis para um grande ganho de biomassa desta invasora. De acordo com o que observamos, a resistência biótica de comunidades nativas tem mais suporte em pequenas escalas (Fridley et al. 2007), em que a competição entre espécies é mais intensa. Embora pareça não evitar a presença de invasoras (Theoharides e Dukes 2007), a resistência biótica restringe o aumento de abundância das mesmas (Levine 2004; Jeschke et al. 2018), impedindo maior sucesso de invasoras no estágio de expansão (Blackburn et al. 2011).

A predição de redução também na diversidade da comunidade invadida não se confirmou, pois a equabilidade não se alterou. Ou seja, o crescente grau de ocupação de *E. crassipes* diminuiu igualmente as abundâncias das demais espécies na comunidade exótica. Em muitos locais apenas uma espécie (equabilidade 0) ou duas espécies em igual abundância (equabilidade 1) foram observadas coocorrendo com *E. crassipes* na China. Observa-se que para um pequeno número de espécies este atributo apresenta valores extremos.

Além do papel das espécies nativas restringindo a abundância de *E. crassipes*, podemos considerar, alternativamente, que *E. crassipes* na China tenha se estabelecido com sucesso mesmo em locais com alta riqueza de espécies, e posteriormente excluiu algumas espécies localmente. Um possível mecanismo que explica a alta habilidade competitiva da invasora (Ruiz Téllez et al. 2008) é a ausência de história evolutiva de coexistência com *E. crassipes*. Sendo assim, as taxas de aquisição de nutrientes das espécies da área exótica da invasora podem ser mais lentas, enquanto que as espécies da área nativa de *E. crassipes* podem apresentar taxas de aquisição de nutrientes semelhantes desta espécie pois competiram com esta ao longo da história evolutiva. Além disso, espécies da área exótica de ocorrência de *E. crassipes* podem ser negativamente afetadas por compostos químicos secundários liberados (“novel weapon hypothesis”) (Callaway e Ridenour 2004). Entretanto, as espécies competidoras de *E. crassipes* em sua área nativa, adaptadas a estes compostos, podem ter seu desenvolvimento menos afetado, coexistindo localmente mesmo em altas densidades de *E. crassipes*.

Além das interações bióticas na área exótica de ocorrência, diversas características ecológicas inerentes de *E. crassipes* podem conferir a esta espécie um grande potencial invasor. Como por exemplo, plasticidade fenotípica (Center and Spencer 1981; Zhang et al. 2010; Fleming and Dibble 2014), alta taxa de crescimento relativo (Cook 1990), rápida aquisição de nutrientes e eficiência no uso destes (Fan et al. 2013) e alta capacidade de dispersão de propágulos (Downing-Kunz e Stacey 2011). Em conjunto, esses fatores permitem que essa espécie se expanda rapidamente diminuindo o espaço disponível para outras espécies. Outros atributos considerados importantes para explicar o elevado potencial invasor de uma espécie como amplitude de tolerância a fatores abióticos, amplitude de distribuição geográfica (Catford et al. 2016), e propagação clonal, são características que também ocorrem em *E. crassipes*. A maioria de cada uma das populações do aguapé na China são compostas por um único clone (Zhang et al. 2010). Isso demonstra que a reprodução assexuada é a forma principal de propagação (Fan et al. 2013). Além disso, estes autores apontaram que a baixa variabilidade genética de populações introduzidas indica ser pouco provável a ocorrência de seleção de adaptações locais que pudessem estar relacionadas a diferentes genótipos.

Outra importante hipótese no estudo de invasões é de que ocorre liberação de inimigos de uma espécie não nativa em sua área exótica. No entanto, no caso de *E. crassipes*, a liberação de herbivoria pode não ser um mecanismo significativo que explica vantagem competitiva com as demais espécies. Isso porque populações de herbívoros da área nativa se encontram na exótica, como na China (Chu et al. 2006). Além disso, plantas exóticas podem ser preferidas por herbívoros nativos (Parker e Hay 2005). Mesmo quando é muito consumida no ambiente nativo, *E. crassipes* parece compensar este consumo e mantém população em crescimento. Por ser pouco impactada no ambiente nativo, é pouco provável que nas áreas de ocorrência exótica ocorra um benefício de liberação de inimigos (Franceschini et al. 2010). Todavia, acreditamos que possa ter ocorrido uma liberação de interações competitivas. Isso porque, no ambiente exótico, houve pequena ocorrência de espécies funcionalmente relacionadas com a invasora (flutuantes com absorção de nutrientes apenas da água), sendo um tipo funcional mais abundante na área nativa. Esta observação está de acordo com expectativa de que espécies invasoras com funções ecológicas distintas podem impactar mais comunidades receptoras (Parker et al. 1999).

Em relação à composição de espécies, comunidades de macrófitas em locais dominados por *E. crassipes* foram distintas de locais não dominados na China, fato não observado no Brasil. As espécies que provavelmente contribuíram mais para essa diferenciação foram aquelas que tiveram presença reduzida em locais dominados por *E. crassipes*, como

Hydrilla verticillata, *Vallisneria* sp., *Ceratophyllum* sp., e *Myriophyllum* sp. Estas espécies são submersas, portanto possivelmente tiveram seu crescimento suprimido devido ao rápido sombreamento proporcionado pelo crescimento de uma invasora flutuante (Scheffer et al. 2003) como *E. crassipes*, ou mesmo não puderam se estabelecer em locais onde a invasora possuía biomassa maior que 205 gPS. Este resultado está de acordo com observações prévias que revelaram dinâmica populacional inversa entre cobertura de *E. crassipes* e macrófitas submersas (Brendonck et al. 2003; Khanna et al. 2012), tornando este grupo mais sensível à presença da invasora do que espécies emergentes ou flutuantes da área exótica. Espécies submersas também parecem ser mais sensíveis à invasão de outras espécies flutuantes (Stiers et al. 2011). Em condições futuras de mudanças globais, o aquecimento pode facilitar esta exclusão competitiva de submersas por invasoras flutuantes (Scheffer et al. 2003; Netten et al. 2010). Provavelmente isso será visto em comunidades invadidas por *E. crassipes*, considerando que essa espécie demonstrou maior taxa de crescimento e reprodução clonal em condições de elevação de temperatura (You et al. 2014).

As diferenças de composição também ocorreram devido à um conjunto de espécies adaptadas a coexistir em locais dominados pela invasora, *Potamogeton wrightii*, *Limnophila* sp, *Ipomoea aquatica*. Estudos prévios destacaram a importância de incluir a facilitação em estudos de invasão (Bruno et al. 2003). É possível no caso destas espécies, que as submersas *Potamogeton wrightii*, *Limnophila* sp, tenham sido facilitadas devido à grande redução na frequência das outras espécies submersas mais frequentes, e *Ipomoea aquatica* seja favorecida ao utilizar *E. crassipes* como estrutura de ancoragem para seu crescimento.

A redução da diversidade beta dos quadrados amostrados teve relação com a ocupação por *E. crassipes* apenas na área exótica de ocorrência desta invasora, na China. Isso indica que esperamos encontrar comunidades únicas, mais distintas entre si, geralmente em locais não dominados localmente pela invasora, como foi observado em comunidades de macrófitas marinhas (Piazzi e Balata 2008). Esta maior distinção entre as comunidades de ambientes não dominados na China resulta da ocorrência de muitas espécies raras nestes locais (presentes em uma ou duas amostras). Possivelmente, a formação de bancos com alta densidade *E. crassipes* reduz a heterogeneidade de *habitat* da região litorânea, como demonstrado para outra macrófita invasora (Pedlow et al. 2006), reduzindo a ocorrência de espécies raras, com requisições de *habitat* mais específicas. Embora observado em escala local, a redução na diversidade beta está de acordo com a ideia de homogeneização biótica (McKinney e Lockwood 1999; Olden et al. 2004), que considera que locais ocupados por uma espécie invasora podem se tornar mais similares no espaço ou tempo. A queda da diversidade beta nos locais invadidos é preocupante,

pois aponta para uma homogeneização em maiores escalas (centenas de km de distância entre os pontos de coleta na China).

Concluindo, a hipótese de relação entre impacto e resistência biótica foi corroborada com os resultados obtidos. De fato, apenas em ecossistemas onde foi introduzida, *E. crassipes* teve sua abundância correlacionada negativamente com riqueza e abundância total de macrófitas. Alterações na composição das comunidades comparando-se ambientes dominados e não dominados foram observadas também somente na área exótica. Este foi um dos poucos estudos que relacionou explicitamente a densidade desta invasora com atributos da comunidade, comprovando de maneira quantitativa seu potencial de causar impactos e alterar ecossistemas.

REFERÊNCIAS

- Anderson MJ (2005) PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance Permutational multivariate analysis of variance, a computer program. Department of Statistics, University of Auckland. New Zealand
- Anderson MJ (2006) Distance-Based Tests for Homogeneity of Multivariate Dispersions. *Biometrics* 62:245–253. doi: 10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x
- Barrett SC (1980). Sexual reproduction in *Eichhornia crassipes* (water hyacinth). II. Seed production in natural populations. *Journal of Applied Ecology* 17:113-124.
- Bímová K, Mandák B, Kašparová I (2004) How does *Reynoutria* invasion fit the various theories of invasibility? *J Veg Sci* 15:495–504
- Blackburn TM, Pyšek P, Bacher S, et al (2011) A proposed unified framework for biological invasions. *Trends Ecol. Evol.*
- Blossey B, Notzold R (2016) Evolution of Increased Competitive Ability in Invasive Nonindigenous Plants: A Hypothesis. *J Ecol* 83:887–889
- Brendonck L, Maes J, Rommens W, et al (2003) The impact of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in a eutrophic subtropical impoundment (Lake Chivero, Zimbabwe). II. Species diversity. *Arch für Hydrobiol* 158:389–405. doi: 10.1127/0003-9136/2003/0158-0389
- Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol Evol* 18:119–125. doi: 10.1016/S0169-5347(02)00045-9
- Callaway RM, Ridenour WM (2004) Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Front Ecol Environ* 2:436–443. doi: 10.1890/1540-9295(2004)002[0436:NWISAT]2.0.CO;2

- Capers R, Selsky R, Bugbee G, White J (2007) Aquatic Plant Community Invasibility and Scale-Dependent Patterns in Native and Invasive Species Richness. *Ecology* 88:3135–3143. doi: 10.1890/06-1911.1
- Carniatio N, Thomaz SM, Cunha ER, et al (2013) Effects of an Invasive Alien Poaceae on Aquatic Macrophytes and Fish Communities in a Neotropical Reservoir. *Biotropica* 45:747–754. doi: 10.1111/btp.12062
- Catford JA, Baumgartner JB, Vesk PA, et al (2016) Disentangling the four demographic dimensions of species invasiveness. *J Ecol* 104:1745–1758. doi: 10.1111/1365-2745.12627
- Center TD, Spencer NR (1981) The phenology and growth of water hyacinth (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms) in a eutrophic north-central Florida lake. *Aquat Bot* 10:1–32. doi: https://doi.org/10.1016/0304-3770(81)90002-4
- Chu J, Ding Y, Zhuang Q (2006) Invasion and control of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in China. *J Zhejiang Univ Sci B* 7:623–626. doi: 10.1631/jzus.2006.B0623
- Cook CDK (1990) Origin, autecology, and spread of some of the world's most troublesome aquatic weeds. In: Pieterse AH, Murphy, KJ (eds) *Aquatic Weeds: the Ecology and Management of Nuisance Aquatic Vegetation*. Oxford Science Publications, Oxford, pp 31–38
- Crooks JA (2002) Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 2:153–166
- Davis M (2009) *Invasion Biology*
- Downing-Kunz M, Stacey M (2011) Flow-induced forces on free-floating macrophytes. *Hydrobiologia* 671:121–135. doi: 10.1007/s10750-011-0709-1
- Elton CS (1958) *The ecology of invasions*. Methuen, London
- Engelhardt K a, Ritchie ME (2001) Effects of macrophyte species richness on wetland ecosystem functioning and services. *Nature* 411:687–689. doi: 10.1038/35079573
- Fan S, Liu C, Yu D, Xie D (2013) Differences in leaf nitrogen content, photosynthesis, and resource-use efficiency between *Eichhornia crassipes* and a native plant *Monochoria vaginalis* in response to altered sediment nutrient levels. *Hydrobiologia* 711:129–137. doi:10.1007/s10750-013-1471-3
- Fenghui Y, Tao M, Jiakuan C, Bo L (2002) *Eichhornia crassipes* disaster in Huangpu river in Shanghai: Causes, consequences and control strategies. *Fu dan xue bao Zi ran ke xue ban = J Fudan Univ Nat Sci* 41:599—603
- Fleming JP, Dibble ED (2014) Ecological mechanisms of invasion success in aquatic macrophytes. *Hydrobiologia* 746:23–37. doi: 10.1007/s10750-014-2026-y
- Flory SL, Clay K (2010) Non-native grass invasion alters native plant composition in experimental communities. *Biol Invasions* 12:1285–1294. doi: 10.1007/s10530-009-9546-9
- Franceschini MC, Poi de Neiff A, Galassi ME (2010) Is the biomass of water hyacinth lost through herbivory in native areas important? *Aquat Bot* 92:250–256. doi: 10.1016/J.AQUABOT.2010.01.005
- Fridley JD, Stachowicz JJ, Naeem S, et al (2007) The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* 88:3–17

- Hejda M (2013) Do species differ in their ability to coexist with the dominant alien *Lupinus polyphyllus*? A comparison between two distinct invaded ranges and a native range. *NeoBiota* 17:39–55. doi: 10.3897/neobiota.17.4317
- Hejda M, Pysek P, Jarosik V (2009) Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *J Ecol* 97:393–403. doi: 10.1111/j.1365-2745.2009.01480.x
- Hierro JL, Maron JL, Callaway RM (2005) A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *J Ecol* 93:5–15. doi: 10.1111/j.1365-2745.2004.00953.x
- Janse JH, Van Puijenbroek PJTM (1998) Effects of eutrophication in drainage ditches. *Environ Pollut* 102:547–552
- Jeschke JM, Debille S, Lortie CJ (2018) Biotic Resistance and Island Susceptibility Hypotheses. In: Jeschke JM, Heger T (eds) *Invasion Biology: Hypotheses and Evidence*. CABI, Wallingford, pp 60-70
- Khanna S, Santos MJ, Hestir EL, Ustin SL (2012) Plant community dynamics relative to the changing distribution of a highly invasive species, *Eichhornia crassipes*: A remote sensing perspective. *Biol Invasions* 14:717–733. doi: 10.1007/s10530-011-0112-x
- Lawrimore, J. H., M. J. Menne, B. E. Gleason, C. N. Williams, D. B. Wuertz, R. S. Vose, and J. Rennie (2011), An overview of the Global Historical Climatology Network monthly mean temperature data set, version 3, *J. Geophys. Res.*, 116, D19121, doi:10.1029/2011JD016187
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M (2000) 100 of the World's Worst Invasive Alien Species: A Selection From the Global Invasive Species Database. Publ by Invasive Species Spec Gr a Spec Gr Species Surviv Comm World Conserv Union (IUCN), 12pp First Publ as Spec lift-out Aliens 12:
- Lu J, Wu J, Fu Z, Zhu L (2007) Water Hyacinth in China : A Sustainability Science-Based Management Framework. *Environ Manage* 40:823–830. doi: 10.1007/s00267-007-9003-4
- McKinney ML, Lockwood JL (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol Evol* 14:450–453. doi: 10.1016/S0169-5347(99)01679-1
- Michelan TS, Thomaz SM, Bini LM (2013) Native Macrophyte Density and Richness Affect the Invasiveness of a Tropical Poaceae Species. *PLoS One* 8:. doi: 10.1371/journal.pone.0060004
- Michelan TS, Thomaz SM, Mormul RP, Carvalho P (2010) Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Freshw Biol* 55:1315–1326. doi: 10.1111/j.1365-2427.2009.02355.x
- Netten J, Arts G, Gylstra R, et al (2010) Effect of temperature and nutrients on the competition between free-floating *Salvinia natans* and submerged *Elodea nuttallii* in mesocosms. *Fundam Appl Limnol / Arch für Hydrobiol* 177:125–132
- Olden JD, LeRoy Poff N, Douglas MR, et al (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends Ecol Evol* 19:18–24. doi: 10.1016/J.TREE.2003.09.010
- Parker IM, Simberloff D, Lonsdale WM, et al (1999) Impact: Toward a Framework for Understanding the Ecological Effects of Invaders. *Biol Invasions* 1:3–19. doi: 10.1023/A:1010034312781

- Parker JD, Hay ME (2005) Biotic resistance to plant invasions? Native herbivores prefer non-native plants. *Ecol Lett* 8:959–967. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00799.x
- Pedlow CL, Dibble ED, Getsinger KD (2006) *J Aquat Plant Manage* 44:26-31
- Piazzi L, Balata D (2008) The spread of *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* in the Mediterranean Sea: An example of how biological invasions can influence beta diversity. *Mar Environ Res* 65:50–61. doi: 10.1016/J.MARENVRES.2007.07.002
- Pimentel D, Lach L, Zuniga R, Morrison D (2000) Environmental and Economic Costs of Nonindigenous Species in the United States. *Bioscience* 50:53–65
- Richardson DM, Macdonald IAW, Forsyth GG (1989) Reductions in Plant Species Richness under Stands of Alien Trees and Shrubs in the Fynbos Biome. *South Africa For J* 149:1989. doi: 10.1080/00382167.1989.9628986
- Richardson DM, Pysek P, Rejmánek M, et al (2000) Naturalization and invasion of alien plants : concepts and definitions. *Divers Distrib* 6:93–107
- Rubel F, Kotteck M (2010) Observed and projected climate shifts 1901-2100 depicted by world maps of the Köppen-Geiger climate classification. *Meteorol Zeitschrift* 19:135–141. doi: 10.1127/0941-2948/2010/0430
- Rue H, Riebler A, Sørbye SH, et al (2016) Bayesian Computing with INLA: A Review
- Ruiz Téllez T, Martín E, López R, et al (2008) The Water Hyacinth, *Eichhornia crassipes*: an invasive plant in the Guadiana River Basin (Spain). *Aquat Invasions* 3:42–53. doi: 10.3391/ai.2008.3.1.8
- Sala OE, Iii FSC, Armesto JJ, et al (2000) Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* (80-) 287:1770–1775
- Sax DF, Kinlan BP, Smith KF (2014) A Conceptual Framework for Comparing Species Assemblages in Native and Exotic Habitats in native A conceptual for framework comparing species assemblages and exotic habitats. *Oikos* 108:457–464
- Scheffer M, Szabó S, Gagnani A, et al (2003) Floating plant dominance as a stable state. *Proc Natl Acad Sci* 100:4040–4045. doi: 10.1073/pnas.0737918100
- Shea K, Chesson P (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends Ecol Evol* 17:170–176
- Stiers I, Crohain N, Josens G, Triest L (2011) Impact of three aquatic invasive species on native plants and macroinvertebrates in temperate ponds. *Biol Invasions* 13:2715–2726. doi: 10.1007/s10530-011-9942-9
- Strayer DL (2010) Alien species in fresh waters : ecological effects , interactions with other stressors , and prospects for the future. *Freshw Biol* 55:152–174. doi: 10.1111/j.1365-2427.2009.02380.x
- Sullivan P R, Wood R (2012) Water hyacinth (*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms) seed longevity and the implications for management. In *Eighteenth Australasian Weeds Conference*, nd.
- Theoharides KA, Dukes JS (2007) Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stage of invasion. *New Phytol* 176:256–273. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02207.x/pdf

- Thomaz SM, Agostinho AA, Gomes LC, et al (2012) Using space-for-time substitution and time sequence approaches in invasion ecology. *Freshw Biol* 57:2401–2410. doi: 10.1111/fwb.12005
- Thomaz SM, Cunha ER Da (2010) The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnol Bras* 22:218–236. doi: 10.4322/actalb.02202011
- Toft JD, Simenstad CA, Cordell JR, Grimaldo LF (2003) The effects of introduced water hyacinth on habitat structure, invertebrate assemblages, and fish diets. *Estuaries* 26:746–758. doi: 10.1007/BF02711985
- Villamagna AM, Murphy BR (2010) Ecological and socio-economic impacts of invasive water hyacinth (*Eichhornia crassipes*): A review. *Freshw Biol* 55:282–298. doi: 10.1111/j.1365-2427.2009.02294.x
- Xie Y, Wen M, Yu D, Li Y (2004) Growth and resource allocation of water hyacinth as affected by gradually increasing nutrient concentrations. *Aquat Bot* 79:257–266. doi: 10.1016/j.aquabot.2004.04.002
- Yang F, Ma T, Chen J, Li B (2002) *Eichhornia crassipes* disaster in Huangpu River in Shanghai: Cause, consequences and control strategies. *Journal of Fudan University* 41:599–603 (in Chinese)
- You W, Yu D, Xie D, et al (2014) Responses of the invasive aquatic plant water hyacinth to altered nutrient levels under experimental warming in China. *Aquat Bot*. doi: 10.1016/j.aquabot.2014.06.004
- Zhang YY, Zhang DY, Barrett SCH (2010) Genetic uniformity characterizes the invasive spread of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*), a clonal aquatic plant. *Mol Ecol* 19:1774–1786. doi: 10.1111/j.1365-294X.2010.04609.x
- Zhang Z, Hamagami F, Wang LL, et al (2007) Bayesian analysis of longitudinal data using growth curve models. *Int J Behav Dev* 31:374–383. doi: 10.1177/0165025407077764