



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE GOIÁS
PRÓ REITORIA DE PESQUISA E PÓS GRADUAÇÃO CAMPUS DE CIÊNCIAS
EXATAS E TECNOLÓGICAS
Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Recursos Naturais do Cerrado

VICTORIA SOUSA

**EFEITO DAS MACRÓFITAS NO FUNCIONAMENTO DE
ECOSSISTEMAS ÚMIDOS**

Anápolis

2025

VICTORIA SOUSA

**EFEITO DAS MACRÓFITAS NO FUNCIONAMENTO DE
ECOSSISTEMAS ÚMIDOS**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação
Stricto Sensu em Recursos Naturais do Cerrado da
Universidade Estadual de Goiás para a obtenção do
título de Doutora em Recursos Naturais do Cerrado.

Orientador: Fabrício Barreto Teresa

Co-orientador: Roger Paulo Mormul

Anápolis

2025



ESTADO DE GOIÁS
UNIVERSIDADE ESTADUAL DE GOIÁS - UEG
COORDENAÇÃO STRICTO SENSU - RECURSOS NATURAIS DO CERRADO

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO *STRICTO SENSU* EM RECURSOS NATURAIS DO CERRADO

ATA DE DEFESA PÚBLICA DE DOUTORADO Nº 11/2025

Aos vinte e um de maio de dois mil e vinte e cinco, a partir das quatorze horas, de forma remota, foi realizada a sessão de Banca de Defesa de Doutorado da discente **VICTORIA SOUSA**, que apresentou o trabalho intitulado **“EFEITO DAS MACRÓFITAS NO FUNCIONAMENTO DE ECOSISTEMAS ÚMIDOS”**. A Banca Examinadora foi composta pelos seguintes Professores: Dr. Fabrício Barreto Teresa (Orientador - presidente da banca), Dra. Aline Rosado (Avaliadora Externa - UEM), Dra. Priscilla de Carvalho (Avaliadora Externa - UFG), Dra. Karine Borges Machado (Avaliadora Interna - UEG) e Dra. Fernanda Melo Carneiro (Avaliadora Interna - UEG). Após a apresentação da discente, os examinadores a arguíram, tendo a discente respondido às perguntas formuladas. Terminada a arguição, a Banca Examinadora reuniu-se emitindo os seguintes pareceres:

Membros da Banca	Parecer (Aprovado/Reprovado)
Dr. Fabrício Barreto Teresa	APROVADO
Dra. Aline Rosado	APROVADO
Dra. Priscilla de Carvalho	APROVADO
Dra. Karine Borges Machado	APROVADO
Dra. Fernanda Melo Carneiro	APROVADO

O Prof. Dr. Fabrício Barreto Teresa, presidente da Banca Examinadora, deu por encerrada a sessão e, para constar, lavrou a presente Ata.



Documento assinado eletronicamente por **KARINE BORGES MACHADO, Docente de Ensino Superior**, em 21/05/2025, às 16:56, conforme art. 2º, § 2º, III, "b", da Lei 17.039/2010 e art. 3ºB, I, do Decreto nº 8.808/2016.



Documento assinado eletronicamente por **FABRICIO BARRETO TERESA, Docente de Ensino Superior**, em 21/05/2025, às 16:55, conforme art. 2º, § 2º, III, "b", da Lei 17.039/2010 e art. 3ºB, I, do Decreto nº 8.808/2016.



Documento assinado eletronicamente por **FERNANDA MELO CARNEIRO, Docente de Ensino Superior**, em 21/05/2025, às 16:55, conforme art. 2º, § 2º, III, "b", da Lei 17.039/2010 e art. 3ºB, I, do Decreto nº 8.808/2016.



Documento assinado eletronicamente por **Aline Rosado, Usuário Externo**, em 21/05/2025, às 17:03, conforme art. 2º, § 2º, III, "b", da Lei 17.039/2010 e art. 3ºB, I, do Decreto nº 8.808/2016.



Documento assinado eletronicamente por **Priscilla de Carvalho, Usuário Externo**, em 21/05/2025, às 17:03, conforme art. 2º, § 2º, III, "b", da Lei 17.039/2010 e art. 3ºB, I, do Decreto nº 8.808/2016.



A autenticidade do documento pode ser conferida no site http://sei.go.gov.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=1 informando o código verificador **74338539** e o código CRC **0D775709**.

COORDENAÇÃO STRICTO SENSU - RECURSOS NATURAIS DO CERRADO
RODOVIA BR 153 S/N Qd.ÁREA Lt., KM 99 - Bairro ZONA RURAL - ANAPOLIS - GO - CEP
75132-903 - (62)3328-1151.



Referência: Processo nº 202500020000881



SEI 74338539



TERMO DE AUTORIZAÇÃO PARA PUBLICAÇÃO DE TESES E DISSERTAÇÕES NA BIBLIOTECA DIGITAL (BDTD)

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Estadual de Goiás a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UEG), regulamentada pela Resolução, **CsA n.1087/2019** sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a Lei nº 9610/98, o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou *download*, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

Dados do autor (a)

Nome Completo: Victoria Sousa

E-mail: victoria182@hotmail.com

Dados do trabalho

Título Efeito das Macrófitas no Funcionamento de Ecossistemas Úmidos

Tipo

(X) Tese () Dissertação

Curso/Programa: Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Recursos Naturais do Cerrado

Concorda com a liberação documento [X] SIM [] NÃO

Anápolis – GO , 15/06/2025

Local

Data

Victoria Sousa

Assinatura do autor (a)

Assinatura do orientador (a)

¹ Casos de impedimento:

- Período de embargo é de um ano a partir da data de defesa
- Solicitação de registro de patente;
- Submissão de artigo em revista científica;

- Publicação como capítulo de livro;
- Publicação da dissertação/tese em livro.

À minha família, dedico.

AGRADECIMENTOS

Nenhuma jornada é feita sozinha, e esta foi guiada por vozes generosas que me ajudaram a seguir. Construí este caminho com mãos que me ampararam e outras que, pela ausência, me ensinaram a caminhar sozinha. Foi uma trajetória que, apenas nos últimos três meses de doutorado, me dei conta do quanto a palavra “resiliência” esteve presente desde o início, e o orgulho que senti ao perceber isso foi maior do que qualquer texto revisável. A todo esse sentimento de gratidão, dedico à minha família, amigos e colegas...e aos desconhecidos que cruzaram meu caminho.

Minha família foi meu maior alicerce em todos esses anos. Sem eles, eu definitivamente não teria conseguido chegar até o fim. Muitos momentos não podem deixar de ser citados, pois foram totalmente relevantes nesses anos de doutorado. Infelizmente, foram anos marcados por muitas perdas de entes queridos e vários problemas de saúde. Mas, claramente, também foram marcados por muitas coisas boas. Quero reconhecer aqui cada pessoa que esteve presente em algum desses dois polos.

Obrigada, irmãos Luan e Thayner. Vocês sempre foram meu alicerce nos momentos leves e, principalmente, nos mais difíceis. Agradeço também ao Ederson, que fez parte da minha vida de forma profunda durante essa caminhada e foi apoio essencial em muitos momentos. Cada um de vocês esteve ao meu lado com gestos que nunca esquecerei, desde me ajudarem em meu experimento em Anápolis, faça chuva ou faça sol, em pleno Ano Novo, e que, ao final, nem foi utilizado nesta tese, até me encorajarem diante das decisões mais importantes.

Obrigada à Deuslene e à Maria, minha quase segunda mãe e sua filha, minha irmã, que foram como uma extensão da minha própria família durante essa jornada. Ambas me ofereceram apoio com todo o cuidado e generosidade possíveis, sempre presentes e dispostas a ajudar no que fosse preciso.

Obrigada à minha vó Divina e à mamãe Juliane. Em absolutamente todos os momentos, estiveram presentes de corpo e alma por mim, sem medir esforços. Cuidaram das cachorras e das plantas enquanto estive em viagens pelo doutorado (que, somadas, totalizam mais de um ano e meio). Não me deixaram perder a oportunidade de fazer o intercâmbio sanduíche. Por medo de ter

problemas de saúde longe de casa, pensei em desistir, mas, graças ao apoio incondicional, me convenceram a ir mesmo assim. Ainda bem que eu fui! Mamãe, obrigada por ter vindo morar comigo nos últimos meses do doutorado, num período em que eu realmente precisava de mais apoio, inclusive emocional. Sua presença foi essencial para que eu conseguisse manter a calma e seguir até o fim com mais serenidade. Mil vezes, obrigada. Levo sua força comigo.

Minha família foi abrigo e constância em meio às exigências e surpresas durante esses anos (enquanto escrevo isso, sorrio lembrando de tudo que passamos juntos e como, no fim, sempre deu certo). Em 2021, tive Chikungunya e fiquei quase dois meses sem conseguir andar sozinha. Apenas após seis meses fui parar de sentir dores articulares. Nesse momento, contei com o total apoio da minha mãe, Juliane, e do meu então marido, Ederson.

Em 2022, fiz uma cirurgia intestinal que acabou sendo um pouco mal sucedida e me causou desconfortos imensos por muitos meses, momentos em que, mais uma vez, contei com o apoio de toda a minha família. Em 2023, dei início à saga das pedras nos rins justamente enquanto realizava meu experimento de doutorado no Paraná. Mesmo de longe, minha família se esforçou para me ajudar de todas as formas possíveis, fazendo o possível para que eu não me abalasse. Em 2024, finalmente fiz a cirurgia de amígdalas, que tanto me atrapalharam nesse doutorado, e novamente, minha família esteve ali me apoiando e cuidando. E isso tudo sem falar nas despedidas difíceis que enfrentamos juntos ao longo desses anos.

Obrigada, família.

Aos meus amigos que fiz em Maringá:

Hong, uma grande amiga que tive a honra de encontrar. Compartilhamos muitas aventuras e choros. Ambas estávamos com experimentos em andamento e nos ajudamos muito, emocionalmente e fisicamente nos experimentos. Fomos colo uma da outra durante meu tempo em Maringá. Foram muitas risadas em momentos peculiares: pulamos o muro da UEM devido a permanecermos até muito tarde na Universidade; muitas fotos com nossa companheira "betoneira", que utilizei no experimento, e horas tirando terra e carrapicho das nossas roupas. Obrigada por ter deixado tudo mais leve.

Agradeço imensamente ao Gazo e ao Adenilson, dois funcionários do NUPELIA, que literalmente participaram de cada detalhe do meu experimento, sem que eu precisasse pedir nada. Me ajudaram do começo ao fim! Ligaram para todos os seus contatos para conseguir vários pallets para que eu pudesse colocar minhas bandejas e elas ficassem todas retas e homogeneizadas. Me ajudaram a consertar os furos das bandejas, que ficaram bem maiores do que as torneiras, gastando horas passando cola e testando se havia vazamento de água. Me levaram várias vezes à ferragista. Fizeram trabalhos braçais imensos, como encher e carregar 48 bandejas cheias de terra para a estufa. Se afundaram no brejo para me ajudar a coletar o sedimento para o experimento, ao lado de um enxame de abelhas. Me ajudaram a instalar a câmera na estufa, monitoraram a entrada de borboletas e outros animais que pudessem interferir no meu experimento, e por tantas outras situações! E olha que foram várias!

Muita gratidão.

Espero que tenham desfrutado das cervejas que deixei como agradecimento, vocês mereceriam um caminhão de cervejas! Aos guardas da UEM, que, sempre que sabiam que eu estava na estufa (um lugar bem isolado) faziam rondas com bastante frequência, principalmente aos domingos, feriados e em dias muito tarde.

Por toda a empatia da Aline! Obrigada por me ajudar na coleta das macrófitas (junto com seus alunos, Rafaela e Rodrigo); também na identificação das espécies; por disponibilizar seu laboratório para eu realizar grande parte do meu experimento; por desenrolar vários processos do meu experimento; por sua preocupação em como eu estava me sentindo ali; por me disponibilizar sua estagiária Camila; e principalmente, pelos afagos nos momentos em que me pegou chorando.

Agradeço à Marina, que, graças ao fomento do projeto Inovágua, foi contratada e cuidou muito bem de minhas plantas nos momentos em que estive ausente. E por convocar seus amigos da Agronomia e da Matemática para me ajudarem durante um dia inteiro, em meio a muito barro, a separar raízes e impurezas do meu sedimento.

Ao casal Guilherme e Cristiane, que conheci de forma completamente aleatória e me adotaram em sua família, me dando suporte emocional durante meu tempo em Maringá. Novamente, a todos os citados, que cuidaram e se preocuparam comigo durante as crises e após a

cirurgia de pedras nos rins, e das várias infecções de garganta. Alguns compraram remédios, outros me levaram ao hospital...obrigada por não me deixarem me sentir sozinha.

Ao Ranulfo e Ana Paula, os químicos do NUPELIA que fizeram milagres para que eu conseguisse analisar minhas amostras de água. Por ser um trabalho super técnico, tiveram a preocupação de me ensinar com todo o cuidado do mundo como fazer as análises. Além disso, me ajudaram bastante em outros sentidos, pois na mesma época em que comecei as análises, tive uma contusão no pé. Me ajudaram a acelerar a finalização para que eu finalmente pudesse terminar tudo e voltar para casa. Nesse processo, também tivemos muitas risadas com a autoclave, que não estava nas suas melhores condições e nos assustava bastante. Foram 6 semanas muito agradáveis ao lado de vocês, mesmo em meio ao laboratório alagado depois das chuvas, obrigada!

Dos meus vínculos de Maringá, finalmente, ao Roger! Obrigada por ter aceito me orientar, por me receber em seu laboratório, por me ajudar a delinear meu experimento e sair comigo à procura das macrófitas. Foi realmente uma missão encontrá-las! Foi um momento delicado, pois, uma semana antes de eu ir para a UEM, as macrófitas foram cobertas por uma Usina que, após seis anos com suas comportas fechadas, abriu e alagou a região. Ambos ficamos tensos, e a possibilidade de adiar o experimento chegou a surgir, mas, na última tentativa, encontramos as macrófitas! E aqui, deixo também meu agradecimento à ONG Molivi, que aceitou que colhêssemos as macrófitas em seu espaço. Obrigada por topar várias reuniões de última hora, por toda a força na minha reta final e principalmente por tentar me acalmar em várias situações.

Aos meus colegas da UEG e UFG:

Ariane, uma pessoa com o coração imenso, que, em pleno domingo, ficou horas em ligação de vídeo comigo, me auxiliando na utilização da sonda para a realização do meu segundo experimento. E à Marcela, que, junto com Ariane, me ajudou em vários momentos em que eu não pude estar na UEG, preocupando-se com minhas amostras de água e sempre dando um jeito de encontrar um lugar para guardá-las.

Ao Paulo Rabelo e à Samiris, pessoas em quem pude confiar para boas conversas, conselhos importantes e até revisões textuais. Ao Tiago, Edgar, Zander, Gabriel, André e Luiz, por também estarem sempre dispostos a me ajudar e me escutar.

Ao professor Paulo De Marco, por ter disponibilizado seu laboratório para mim. À professora Priscila, que esteve sempre disposta a ajudar, também disponibilizando seu laboratório e seu técnico para que eu pudesse realizar minhas análises de água, além de ter topado reuniões para tirar dúvidas durante o processo.

Paulo Jesus e Rafa, cada um em um canto do mundo, ambos também no doutorado. Nossas conversas, desabafos e apoios foram frequentes. Tivemos vários encontros online que duraram horas, muitas vezes em silêncio, cada um trabalhando de um lado da tela. Vocês foram extremamente importantes. Rafa, inclusive, conheci em Madrid durante o doutorado sanduíche. Ela é de Brasília e se tornou uma grande amiga. Ao meu amigo de longa data, Lucas, por todo o suporte nos momentos em que precisei complementar a renda durante o doutorado. Sua ajuda com os “bicos” fez diferença e me deu fôlego em períodos importantes.

Às minhas amigas da vida, Natália e Mariana, não tenho nem palavras. Não só elas, como também suas famílias, sempre atentos a como eu estava e presentes nos bons e maus momentos, me apoiando incondicionalmente (em especial a Dona Zenaide, vó da mariana, uma grande amiga também). Foram muitas conversas, trocas sinceras e longas filosofadas que tornaram tudo mais leve e mais possível. São pessoas em quem confio absolutamente, com quem posso dividir tudo, sem filtro, sem peso, com verdade.

Ao professor Fabrício Barreto Teresa, meu orientador, pela orientação ao longo da pesquisa e pelos aprendizados que me mostraram a importância da autonomia na caminhada científica.

À Camila, minha psicóloga, e à Dra. Gabriela, que caminharam ao meu lado de formas diferentes, mas complementares. Suas escutas, cuidados e orientações foram fundamentais para que eu seguisse com clareza, equilíbrio e confiança.

Aos amigos que fiz na Espanha durante o doutorado sanduíche: Elena, Ruth, Dani, Lídia, Juan, Josué, Lili, Mónica, Laura, Ana e outros, que, cada um à sua maneira, se esforçaram absurdamente para me fazer sentir acolhida e em casa. Alguns chegaram até a estudar português no Duolingo, atitudes que fizeram total diferença. Sinceramente, não sei de onde surgiram essas pessoas tão maravilhosas...talvez tenha sido por causa do brigadeiro que fiz para todos (brincadeira).

Lili, em especial, estrangeira como eu, conheci no departamento de Ecologia. Nos aproximamos muito e nos esforçamos bastante em nos apresentar uma à cultura da outra, na comida principalmente (a melhor comida chinesa de todas!), além de trocarmos ajuda com o R. É notável como pessoas que "não pertencem" a um lugar acabam se unindo.

Elena, Ruth, Laura e Mónica estiveram presentes desde os meus primeiros dias em León e me ajudaram além da conta com meu dedo do pé quebrado, que nunca melhorava (sim, quebrei o dedo do pé quatro dias antes de ir para a Espanha... só pra levar uma lembrança e não quebrar o padrão dos pequenos problemas de saúde), além de tantos outros momentos de trocas e apoio. Dani, Lúcia, Juan e Josué foram uma super rede de apoio, o que foi extremamente importante estando tão longe de casa.

Ao Jorge García Girón, o professor que me recebeu em seu laboratório na Universidad de León. Foi extremamente atencioso e solícito desde o início. Me ajudou desde encontrar um lugar para morar até com as difíceis tarefas estatísticas. Me apresentou a todos do departamento, me deu a oportunidade de apresentar meus trabalhos aos seus alunos de Biologia da ULE e também aos seus alunos do Equador. Além disso, me apresentou a um professor brasileiro da ULE, César, que também foi muito solícito. E também à Ana e Alex, dois colegas de laboratório que me receberam super bem.

Cada uma dessas pessoas foi fundamental para que eu conseguisse seguir firme e confiante durante meus meses de doutorado em um lugar tão distante. Espero um dia reencontrá-los. Alguns, inclusive, já estão até comprando passagem para o Brasil ainda em 2025.

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais do Cerrado (RENAC/UEG), pela oportunidade de desenvolver esta pesquisa em um ambiente acadêmico comprometido com a ciência e com a formação de pesquisadores. À coordenação do programa, por conduzir com seriedade as atividades acadêmicas e administrativas, e aos professores pelas disciplinas ministradas, que contribuíram diretamente para a construção do conhecimento teórico e metodológico necessário ao desenvolvimento desta tese. Sou especialmente grata pelo acolhimento institucional e pelo suporte recebido ao longo de todo o doutorado.

Sou grata à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo fomento à formação científica e, especialmente, pelo apoio financeiro concedido por meio do Programa de Doutorado Sanduíche no Exterior (PDSE), que possibilitou minha permanência na Universidad de León, na Espanha. Esta experiência internacional foi fundamental para o aprimoramento da minha formação acadêmica e científica, além de ter proporcionado importantes colaborações e vivências que enriqueceram significativamente esta etapa da minha trajetória.

Agradeço também ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo apoio concedido por meio do projeto vinculado ao Programa Estratégico Inovágua, além da minha bolsa. Este fomento foi essencial para a execução do experimento realizado, viabilizando desde as bolsas técnicas, até a aquisição de materiais e insumos necessários para o desenvolvimento da pesquisa.

Em especial, agradeço aos pesquisadores Fernanda Carneiro, João Nabut, Fabrício Teresa, Fábio Roque e Ivano Alessandro, Roger Mormul, coordenador do Inovágua, por toda a dedicação, suporte técnico e intelectual ao longo dessa jornada.

Sou também grata às instituições parceiras envolvidas no projeto, especialmente à Universidade Estadual de Maringá (UEM), à Universidade Federal de Goiás (UFG), Universidade Federal do Mato Grosso do Sul (UFMS) e às demais universidades participantes, cujo apoio logístico, científico e institucional foi indispensável para a realização deste trabalho.

“O propósito final é a plenitude da condição humana: pensar sistemicamente e canalizar o foco e a vontade para somar algo ao mundo” - Lúcia Helena Galvão

SUMÁRIO

Resumo	14
Abstract.....	15
Lista de tabelas	16
Lista de figuras	17
Introdução geral.....	19
Referências	23
Capítulo I Efeitos da Diversidade de Macrófitas Emergentes Sobre A Remoção de Nutrientes e Processos Ecosistêmicos.....	26
Resumo	26
1. Introdução.....	27
2. Metodologia	30
2.1. <i>Delineamento experimental</i>	30
2.2. <i>Procedimentos específicos</i>	31
2.3. <i>Amostragem</i>	32
2.4. <i>Estimando a diversidade funcional e valores médios ponderados da comunidade (CWM)</i>	32
2.5. <i>Estimativa de retenção de nutrientes e multifuncionalidade ecológica</i>	33
2.6. <i>Análise de dados</i>	34
3. Resultados	37
3.1. <i>Produção de Biomassa</i>	37
3.2. <i>Partição dos Efeitos da diversidade na biomassa</i>	39
4. Discussão.....	42
5. Conclusão.....	46
6. Referências	47
7. Material Suplementar	52
Capítulo II Modulação Morfológica de Uma Espécie Oportunista por Uma Gramínea Nativa	58
Resumo	58
1. Introdução.....	59
2. Metodologia	62
2.1. <i>Delineamento experimental</i>	62
2.2. <i>Procedimentos específicos</i>	63
2.3. <i>Traços morfológicos e funcionais</i>	63
2.4. <i>Análise de dados</i>	65

3.	Resultados	66
4.	Discussão.....	68
5.	Conclusão	70
6.	Referências	71

Resumo

Nesta tese, exploramos dois mecanismos distintos que influenciam o funcionamento de ecossistemas aquáticos tropicais. No Capítulo I, avaliamos como a diversidade taxonômica funcional de comunidades de macrófitas emergentes afeta a produção de biomassa e a retenção de nutrientes. No Capítulo II, investigamos como a presença de uma gramínea nativa pode modular a morfologia e a plasticidade de uma espécie oportunista. No Capítulo I, demonstramos que tanto a diversidade taxonômica quanto a diversidade funcional promovem um aumento significativo na produção de biomassa, mas os efeitos foram mais fortemente explicados pelas métricas de diversidade funcional, especialmente pela riqueza funcional (FRic). Esses resultados indicam que a diversidade nos traços morfológicos das espécies é mais importante do que o simples número de espécies para esse processo. Por outro lado, nenhuma das métricas de diversidade influenciou diretamente a retenção de nitrogênio, fósforo, ou a multifuncionalidade ecológica, medida pela combinação desses processos. No Capítulo II, testamos se a presença de *Leersia hexandra* altera a morfologia de *Commelina diffusa*, espécie oportunista em contextos de ambientes úmidos e eutrofizados. Observamos que, apesar de não haver redução significativa na biomassa, a gramínea nativa modulou a arquitetura de crescimento da oportunista, levando a uma expansão aérea e maior amplitude radicular. Esses resultados evidenciam um potencial de regulação funcional baseado na interferência morfológica, com implicações para estratégias agroecológicas de manejo. Os resultados desta tese reforçam a importância de considerar tanto a diversidade funcional das comunidades quanto as interações específicas entre espécies para compreender os processos ecológicos em ambientes alagados/úmidos. Destacam ainda que a complementariedade funcional favorece a produtividade, enquanto a modulação plástica contribui para conter a dominância de espécies oportunistas, reforçando a importância desses mecanismos na regulação de processos ecológicos em ambientes úmidos.

Palavras-chave: diversidade funcional, macrófitas aquáticas, complementariedade funcional, plasticidade morfológica

Abstract

This thesis explores two distinct mechanisms that influence the functioning of tropical aquatic ecosystems. In Chapter I, we assess how the taxonomic and functional diversity of emergent macrophyte communities affects biomass production and nutrient retention. In Chapter II, we investigate how the presence of a native grass species can modulate the morphology and plasticity of an opportunistic species. In Chapter I, we demonstrate that both taxonomic and functional diversity significantly increase biomass production, but the effects are more strongly explained by functional diversity metrics, especially functional richness (FRic). These results suggest that variation in morphological traits among species is more important for this process than simply the number of species present. On the other hand, none of the diversity metrics had a direct influence on nitrogen or phosphorus retention, nor on ecological multifunctionality, measured as the combined performance of these functions. In Chapter II, we test whether the presence of *Leersia hexandra* alters the morphology of *Commelina diffusa*, an opportunistic species commonly found in wet and eutrophic environments. We observed that, despite no significant reduction in biomass, the native grass modulated the growth architecture of the opportunist, inducing greater lateral expansion and increased root spread. These findings reveal a potential for functional regulation through morphological interference, with implications for agroecological management strategies. The results of this thesis underscore the importance of considering both the functional diversity of communities and the specific interactions between species to understand ecological processes in wetland environments. They also highlight that functional complementarity enhances productivity, while plastic modulation helps restrain the dominance of opportunistic species, reinforcing the relevance of these mechanisms in the regulation of ecosystem processes in wetlands.

Key-words: functional diversity, aquatic macrophytes, functional complementarity, morphological plasticity

Lista de tabelas

Capítulo II -

Modulação Morfológica de Uma Espécie Oportunista por Uma Gramínea Nativa

Tabela 1 - Resultados dos testes estatísticos comparando as variáveis morfológicas e funcionais de *Commelina diffusa* entre os tratamentos de monocultivo e consórcio com *Leersia hexandra*. Foram aplicados testes t ou de Wilcoxon, conforme os pressupostos de normalidade. Valores de p em negrito, indicam diferenças significativas.5

Lista de figuras

Capítulo I -

Efeitos da Diversidade de Macrófitas Emergentes Sobre A Remoção de Nutrientes e Processos Ecosistêmicos

Figura 1 - Delineamento experimental geral, com diferentes combinações de três espécies de macrófitas aquáticas, variando em diversidade taxonômica (DT) e funcional (RF). Cada tratamento representa uma composição distinta em mesocosmos: T1 a T3 correspondem às monoculturas; T4 a T6, às biculturas; e T7, à tricultura. Cada tratamento foi replicado seis vezes ($n = 42$ mesocosmos)30

Figura 2 - Variação da produção de biomassa (média±erro padrão) (a) total; (b) aérea; (c) radicular. As cores rosa, verde e azul, representam, respectivamente, o aumento da riqueza taxonômica (RT) (1; 2; 3 e 4). A riqueza taxonômica (RT) é apresentada como (1; 2 e 3). A letra “L”, “H” e “C”, representam as espécies *Leersia hexandra*; espécie *Hymenachne amplexicaulis* e *Commelina diffusa*, respectivamente. As somas (+), representam as combinações das espécies dentro do tratamento.....38

Figura 3 - Relação entre as métricas de diversidade funcional e a produção de biomassa total (g). À esquerda, a riqueza funcional (FRic) mostra associação positiva com a biomassa, indicando que comunidades com maior amplitude de traços funcionais tendem a ser mais produtivas. À direita, a dispersão funcional (FDis) também apresenta relação positiva, embora com menor força explicativa. Cada ponto representa uma réplica experimental, e as cores indicam os diferentes tratamentos (T1 a T7).39

Figura 4 - Valores dos componentes da partição dos efeitos líquidos da diversidade (ELD), complementariedade (COM) e seleção (SEL) sobre a produção de biomassa, calculados para os tratamentos de biculturas (T4, T5, T6) e tricultura (T7). As caixas representam a variação entre réplicas, e os asteriscos (*) indicam valores significativamente diferentes de zero ($p < 0,05$).40

Figura 5 - Relação entre as métricas de diversidade funcional (riqueza funcional - FRic e dispersão funcional - FDis) e os componentes da partição dos efeitos líquidos da diversidade: efeito líquido da diversidade (ELD) e efeito de complementariedade (COM). Cada ponto representa uma réplica experimental, e as cores indicam os diferentes tratamentos de biculturas e tricultura (T4 a T7). As relações entre FRic e ELD ($R^2 = 0,15$; $p < 0,05$), e entre FRic e COM ($R^2 = 0,16$; $p < 0,05$) foram significativas. Para FDis, tanto ELD ($R^2 = 0,09$; $p < 0,05$) quanto COM ($R^2 = 0,10$; $p < 0,05$) também apresentaram relações positivas.....41

Capítulo II -

Modulação Morfológica de Uma Espécie Oportunista por Uma Gramínea Nativa

Figura 1 - Delineamento experimental utilizado neste capítulo, com dois tratamentos envolvendo *Commelina diffusa*: T1 (monocultura com 10 indivíduos) e T2 (bicultura com *C. diffusa* e *Leersia*

hexandra, em proporção 5:5). Cada tratamento foi conduzido em seis repetições independentes, totalizando 12 mesocosmos.62

Figura 2 - Cobertura aérea (média \pm erro padrão) e amplitude do sistema radicular de *Commelina diffusa* quando plantada sozinha (monocultura) e na presença de *Leersia hexandra* (bicultura). Ambas variáveis diferiram entre os tratamentos ($p < 0,05$).67

Introdução geral

Biodiversidade e Funcionamento dos Ecossistemas

A relação entre biodiversidade e funcionamento dos ecossistemas (*Biodiversity and Ecosystem Functioning* - BEF) tem sido um dos eixos centrais da ecologia nas últimas décadas, impulsionada pela necessidade de entender como a perda de espécies afeta processos ecológicos (TILMAN et al., 1997; LOREAU et al., 2001; CARDINALE et al., 2011). Resumidamente, a hipótese BEF propõe que comunidades mais diversas tendem a ser mais produtivas, eficientes na utilização de recursos e mais estáveis frente a perturbações, como evidenciado tanto por experimentos de longo prazo (TILMAN et al., 2006) quanto por revisões abrangentes (HOOPER et al., 2005; CARDINALE et al., 2012). Contudo, os mecanismos por trás dessa relação não são universais e dependem do contexto ecológico e das características funcionais das espécies envolvidas (FARGIONE et al., 2007; HOOPER et al., 2012).

Dois mecanismos principais sustentam a teoria BEF: o efeito de complementaridade, que propõe que espécies com traços distintos e estratégias ecológicas diferenciadas utilizam os recursos de forma mais eficiente por meio da partição de nicho e facilitação, e o efeito de seleção, onde o funcionamento do ecossistema pode ser dinamizado devido a presença e/ou dominância de uma ou poucas espécies muito eficientes (LOREAU & HECTOR, 2001; GRIME, 1998). A compreensão desses mecanismos em diferentes ecossistemas é essencial para a previsão e o manejo da resiliência ecológica frente a perturbações antrópicas.

Diversidade Funcional em Ecossistemas Aquáticos

Nas últimas décadas, diversos estudos em ecologia têm demonstrado que não apenas o número de espécies, mas também suas características funcionais são determinantes para o funcionamento dos ecossistemas (DÍAZ & CABIDO, 2001; DÍAZ et al., 2007; MOUILLOT et al., 2011). Essa perspectiva destaca os traços funcionais como elementos-chave que mediam a relação entre biodiversidade e processos ecológicos, como produtividade, ciclagem de nutrientes e

estabilidade. A biodiversidade influencia o funcionamento dos ecossistemas tanto por meio da diversidade taxonômica (número e identidade das espécies) quanto por meio da diversidade funcional, que representa a variação nos traços ecológicos entre as espécies (PETCHEY & GASTON, 2006; GARNIER et al., 2004).

Frequentemente, estudos que abordam diversidade taxonômica e funcional, têm indicado que a diversidade funcional tem maior poder preditivo sobre processos como produtividade e ciclagem de nutrientes, pois os traços refletem o papel ecológico das espécies e sua eficiência no uso de recursos (TILMAN et al., 1997; LOREAU & HECTOR, 2001). Em ambientes úmidos como brejos, várzeas e margens de rios, a diversidade funcional das macrófitas aquáticas é especialmente relevante. Esses ecossistemas prestam serviços importantes como a regulação do ciclo hidrológico, retenção de nutrientes e suporte à biodiversidade (MITSCH & GOSSELINK, 2000), mas são vulneráveis a distúrbios como eutrofização e dominação de espécies oportunistas (DUDGEON et al., 2006; EHRENFELD, 2003). Macrófitas emergentes, por sua vez, desempenham papel central nesses processos, influenciando a qualidade da água e a estrutura do habitat (VYMAZAL, 2011; REZANIA et al., 2016).

A diversidade funcional, definida como a variação nos traços ecológicos entre as espécies de uma comunidade, influencia diretamente a capacidade dos ecossistemas de manter a produtividade e resistir à degradação. Comunidades com maior amplitude funcional tendem a utilizar os recursos de forma mais eficiente e a apresentar maior resiliência ecológica (CARDINALE et al., 2012; GROSS et al., 2017). No caso das macrófitas aquáticas, mesmo espécies pertencentes ao mesmo grupo funcional, como as emergentes, podem diferir em atributos como arquitetura, alocação de biomassa ou área foliar, o que impacta o funcionamento do sistema. Assim, compreender como a diversidade e a composição funcional dessas espécies modulam os processos ecológicos é essencial para o desenvolvimento de estratégias de manejo sustentáveis em ambientes úmidos

Plasticidade Fenotípica e Regulação Funcional

A plasticidade fenotípica é a capacidade que os organismos têm de ajustar suas características morfológicas, fisiológicas ou comportamentais em resposta a variações ambientais ou interações bióticas (BRADSHAW, 1965; SULTAN, 2000). Em plantas oportunistas, essa plasticidade muitas vezes se manifesta por meio de alterações na arquitetura de crescimento, permitindo sua persistência em ambientes instáveis ou altamente competitivos (WEINER, 2004; VALLADARES et al., 2007). No entanto, nem toda resposta plástica resulta em vantagem adaptativa, muitas vezes representa apenas uma forma de manter a presença no sistema, sem ganho efetivo de desempenho (ZÜST & AGRAWAL, 2017).

Esse tipo de resposta exploratória pode ser explorado como estratégia de manejo em ambientes eutrofizados, onde espécies dominantes alteram processos ecológicos e reduzem a diversidade local (EHRENFELD, 2003). Ao introduzir espécies nativas com características estruturais capazes de interferir na expressão funcional das oportunistas, é possível modular seu crescimento sem a necessidade de erradicação direta (ALTIERI, 1995; WEINER et al., 2010). Esse tipo de regulação funcional ocorre não pela supressão da espécie, mas pela limitação de sua dominância por meio da competição por espaço, luz ou recursos subterrâneos (CALLAWAY et al., 2004; FUNK et al., 2017).

Gramíneas nativas adaptadas a ambientes úmidos, por exemplo, podem atuar como filtros vivos, modulando a plasticidade e espécies oportunistas por interferência física e funcional. Esse conceito tem sido aplicado em práticas agroecológicas como alternativa ao controle químico, especialmente em zonas de transição entre ecossistemas naturais e áreas agrícolas (ALTIERI, 1995; GONÇALVES et al., 2021).

Objetivos e Contribuições da Tese

Esta tese busca compreender como diferentes mecanismos ecológicos modulam o funcionamento de ecossistemas aquáticos tropicais, com foco em ambientes úmidos. A partir de abordagens experimentais em mesocosmos, foram avaliados dois aspectos centrais: a influência da diversidade funcional de comunidades de macrófitas sobre processos ecossistêmicos e o papel de interações bióticas específicas na regulação funcional de espécies oportunistas.

No Capítulo I, investigamos os efeitos da diversidade taxonômica e funcional de macrófitas aquáticas emergentes sobre a produção de biomassa, a retenção de nutrientes e a multifuncionalidade. Testamos a hipótese de que comunidades com maior diversidade funcional apresentam maior eficiência no uso de recursos, resultando em maior produtividade. Além das métricas de diversidade, avaliamos os valores médios ponderados por biomassa (CWM) de traços morfológicos das espécies, buscando entender como características dominantes das comunidades influenciam esses processos.

No Capítulo II, exploramos como a presença de uma gramínea nativa, *Leersia hexandra*, modula a morfologia de *Commelina diffusa*, uma espécie oportunista comum em ambientes eutrofizados. Buscamos avaliar se interações específicas podem funcionar como mecanismos naturais de regulação ecológica, com implicações para práticas sustentáveis de manejo.

Ao integrar a perspectiva de diversidade funcional com o estudo de interações bióticas diretas, esta tese contribui para o avanço teórico da ecologia funcional em ecossistemas aquáticos, e traz reflexões que podem subsidiar estratégias de manejo baseadas na regulação funcional, especialmente em ambientes tropicais sujeitos à degradação.

Referências

ALTIERI, M. A. *Agroecology: The Science of Sustainable Agriculture*. 2. ed. Boulder: **Westview Press**, 1995. 433 p.

BRADSHAW, A. D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. In: CASPARI, E. W.; THODAY, J. M. (Ed.). **Advances in Genetics**. New York: Academic Press, 1965. v. 13, p. 115–155.

CALLAWAY, R. M. et al. Soil biota and exotic plant invasion. **Nature**, v. 427, n. 6976, p. 731–733, fev. 2004.

CARDINALE, B. J. et al. The functional role of producer diversity in ecosystems. **American Journal of Botany**, v. 98, n. 3, p. 572–592, mar. 2011.

CARDINALE, B. J. et al. Biodiversity loss and its impact on humanity. **Nature**, v. 486, n. 7401, p. 59–67, 7 jun. 2012.

DÍAZ, S. et al. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 52, p. 20684–20689, 26 dez. 2007.

DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n. 11, p. 646–655, nov. 2001.

DUDGEON, D. et al. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. **Biological Reviews**, v. 81, n. 2, p. 163–182, 15 maio 2006.

EHRENFELD, J. G. Effects of Exotic Plant Invasions on Soil Nutrient Cycling Processes. **Ecosystems**, v. 6, n. 6, p. 503–523, 1 out. 2003.

FARGIONE, J.; BROWN, C. S.; TILMAN, D. Community assembly and invasion: An experimental test of neutral versus niche processes. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 100, n. 15, p. 8916–8920, 22 jul. 2003.

- FUNK, J. L. et al. Revisiting the Holy rail: using plant functional traits to understand ecological processes. **Biological Reviews**, v. 92, n. 2, p. 1156–1173, 22 maio 2017.
- GARNIER, E. et al. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. **Ecology**, v. 85, n. 9, p. 2630–2637, set. 2004.
- GONÇALVES, T. C. ; S. R. G. DA; C. L. B. ; G. T. B. Effect of populations of vetiver grass plants (*Chrysopogon zizanioides* (L.)) on the biodiversity of native plants. **Revista Brasileira de Agropecuária Sustentável**, v. 11, p. 108–117, maio 2021.
- GRIME, J. P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. **Journal of Ecology**, v. 86, n. 6, p. 902–910, 5 dez. 1998.
- GROSS, N. et al. Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality. **Nature Ecology & Evolution**, v. 1, n. 5, p. 0132, 18 abr. 2017.
- HOOPEL, D. U. et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecological Monographs**, v. 75, n. 1, p. 3–35, fev. 2005.
- HOOPEL, D. U. et al. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. **Nature**, v. 486, n. 7401, p. 105–108, 2 jun. 2012.
- LOREAU, M.; HECTOR, A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. **Nature**, v. 412, n. 6842, p. 72–76, 5 jul. 2001.
- MITSCH, W. J.; GOSELINK, J. G. The value of wetlands: importance of scale and landscape setting. **Ecological Economics**, v. 35, n. 1, p. 25–33, out. 2000.
- MOUILLOT, D. et al. Functional Structure of Biological Communities Predicts Ecosystem Multifunctionality. **PLoS ONE**, v. 6, n. 3, p. e17476, 10 mar. 2011.
- PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecology Letters**, v. 9, n. 6, p. 741–758, 25 jun. 2006.

REZANIA, S. et al. Comprehensive review on phytotechnology: Heavy metals removal by diverse aquatic plants species from wastewater. **Journal of Hazardous Materials**, v. 318, p. 587–599, nov. 2016.

SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. **Trends in Plant Science**, v. 5, n. 12, p. 537–542, dez. 2000.

TILMAN, D.; LEHMAN, C. L.; THOMSON, K. T. Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 94, n. 5, p. 1857–1861, 4 mar. 1997.

TILMAN, D.; REICH, P. B.; KNOPS, J. M. H. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. **Nature**, v. 441, n. 7093, p. 629–632, jun. 2006.

VALLADARES, F.; GIANOLI, E.; GÓMEZ, J. M. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. **New Phytologist**, v. 176, n. 4, p. 749–763, 8 dez. 2007.

VYMAZAL, J. Constructed Wetlands for Wastewater Treatment: Five Decades of Experience. **Environmental Science & Technology**, v. 45, n. 1, p. 61–69, 1 jan. 2011a.

VYMAZAL, J. Plants used in constructed wetlands with horizontal subsurface flow: a review. **Hydrobiologia**, v. 674, n. 1, p. 133–156, 17 out. 2011b.

WEINER, J. Allocation, plasticity and allometry in plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 6, n. 4, p. 207–215, jan. 2004.

ZÜST, T.; AGRAWAL, A. A. Trade-Offs Between Plant Growth and Defense Against Insect Herbivory: An Emerging Mechanistic Synthesis. **Annual Review of Plant Biology**, v. 68, n. 1, p. 513–534, 28 abr. 2017.

CAPÍTULO I

EFEITOS DA DIVERSIDADE DE MACRÓFITAS EMERGENTES SOBRE A REMOÇÃO DE NUTRIENTES E PROCESSOS ECOSISTÊMICOS

Resumo

A biodiversidade influencia processos ecossistêmicos como a produção de biomassa e a absorção de nutrientes, mas seus mecanismos em ecossistemas aquáticos ainda são pouco compreendidos. Neste estudo, investigamos como a diversidade taxonômica e funcional de macrófitas aquáticas afetam esses processos. Conduzimos um experimento variando a riqueza taxonômica e funcional de três espécies de macrófitas (*Hymenachne amplexicaulis*, *Leersia hexandra* e *Commelina diffusa*) em sete tratamentos. Avaliamos as métricas de riqueza de espécies, riqueza funcional (FRic), dispersão funcional (FDIs) e características médias da comunidade (CWM) como variáveis preditoras e biomassa, retenção de nitrogênio e fósforo e multifuncionalidade da água e do solo, como variáveis resposta. Os resultados mostraram que a produção de biomassa aumentou com a diversidade, sendo melhor explicada pela diversidade funcional, impulsionada pelo efeito de complementaridade. Por outro lado, não foram observadas relações significativas entre a diversidade e os processos de retenção de nutrientes ou multifuncionalidade. A diversidade funcional se destacou como preditora da produtividade, impulsionada pelo efeito de complementariedade. Por outro lado, não foram observadas relações significativas entre a diversidade e os processos de retenção de nutrientes ou multifuncionalidade, possivelmente por dependerem de contrastes funcionais mais amplos ou de maior heterogeneidade ambiental. Esses resultados destacam o papel da diversidade funcional no funcionamento do ecossistema não é consistente entre os processos ecossistêmicos, sendo mais importante na produtividade.

Palavras-chave: diversidade funcional, macrófitas aquáticas, funcionamento ecossistêmico, absorção de nutrientes, produção de biomassa, complementariedade funcional.

1. Introdução

A crescente perda de biodiversidade representa um dos desafios mais presentes para a ecologia contemporânea, impulsionando investigações sobre os vínculos entre diversidade biológica e funcionamento dos ecossistemas (*Biodiversity and Ecosystem Functioning* - BEF) (CARDINALE et al., 2011; HECTOR et al., 1999). Estudos demonstram que a biodiversidade pode aumentar a produtividade primária e a eficiência no uso de recursos, especialmente em ecossistemas vegetais (FLYNN et al., 2009; TILMAN et al., 2006). No entanto, essa relação não é linear e pode ser mediada por diferentes mecanismos, onde importância varia conforme o contexto ecológico (FARGIONE et al., 2003; CARDINALE et al., 2011). Dois mecanismos principais explicam como a diversidade pode afetar o funcionamento ecossistêmico: (i) o efeito de complementaridade, que sugere que comunidades com maior diversidade funcional fazem melhor uso dos recursos devido à partição de nicho e interações facilitadoras (LOREAU & HECTOR, 2001; CARDINALE et al., 2007); e (ii) o efeito de seleção, que prediz que espécies dominantes com traços funcionais específicos exercem maior influência sobre os processos ecossistêmicos, determinando a produtividade do sistema (GRIME., 1998; ROSCHER et al., 2012).

Apesar dos avanços, ainda há lacunas importantes sobre como esses mecanismos operam em ecossistemas aquáticos, especialmente de água doce, que vêm sofrendo crescentes pressões antrópicas (DUDGEON et al., 2006). A entrada excessiva de nutrientes, como nitrogênio e fósforo, tem degradado a qualidade da água em escala global, com consequências diretas sobre o funcionamento ecológico e a oferta de serviços ecossistêmicos essenciais, como abastecimento, pesca e recreação (DODDS, 2006; COSTANZA et al., 1997; BARBIER et al., 2011). Diante disso, entender como a diversidade biológica influencia processos como retenção de nutrientes, produção de biomassa e multifuncionalidade torna-se crucial para o manejo e a recuperação desses ambientes (DODDS et al., 2008).

Dentre os organismos aquáticos, as macrófitas contribuem significativamente para a qualidade da água ao assimilar nutrientes e contaminantes (REZANIA et al., 2016; VANHOUDT et al., 2018). Entre os diferentes grupos, as emergentes se destacam por sua relevância funcional, atuando na remoção de poluentes e na melhoria da qualidade da água (REZANIA et al., 2016; VANHOUDT et al., 2018). Suas estruturas morfológicas favorecem o contato simultâneo com o

sedimento e a coluna d'água, otimizando a absorção de nitrogênio e fósforo. Por promoverem maior estabilidade ecológica e influenciarem múltiplas funções do sistema, tornam-se um grupo-chave para compreender os vínculos entre diversidade e funcionamento ecossistêmico (VYMAZAL, 2011, 2013). No entanto, os mecanismos que determinam a eficiência desses processos ainda não são completamente compreendidos, especialmente em ambientes de água doce (CALIMAN et al., 2010).

Embora amplamente investigada em ecossistemas terrestres, a relação entre biodiversidade e funcionamento pode operar de maneira distinta em ecossistemas aquáticos (CARDINALE et al., 2011). Em ambientes terrestres, ela é movida tanto por efeitos de seleção quanto de complementaridade, nos quais espécies altamente produtivas e a coexistência de espécies funcionalmente distintas contribuem para o funcionamento ecossistêmico (TILMAN et al., 2001; HOOPER et al., 2005). Já em ambientes aquáticos, a diversidade atua predominantemente por meio da complementaridade, sem contribuição consistente de efeitos de seleção (CARDINALE et al., 2011). Em ecossistemas oligotróficos, a baixa disponibilidade de nutrientes pode favorecer a complementaridade, enquanto em sistemas eutrofizados, a dominância de poucas espécies altamente produtivas pode intensificar os efeitos de seleção (HILLEBRAND et al., 2008; HOOPER et al., 2012). Além disso, a complementaridade pode se intensificar com o tempo, conforme se consolidam interações como facilitação e diferenciação de nicho (FARGIONE et al., 2007; HUANG et al., 2018). Dessa forma, a importância relativa dos efeitos de seleção e complementaridade são contexto-dependentes, variando conforme o ecossistema, o grau de trofia, a escala do estudo e os gradientes de sucessão ecológica (CARDINALE et al., 2011; FINEGAN et al., 2015; SIEBENKÄS et al., 2016).

A biodiversidade pode ser caracterizada por meio de sua dimensão taxonômica, em que cada espécie tem o mesmo peso. Desde o início dos anos 2000 as diferenças ecológicas funcionais entre as espécies têm sido incorporadas nas medidas de diversidade, o que tem resultado em um maior poder preditivo dos modelos (DÍAZ & CABIDO, 2001). Tanto a composição quanto a diversidade funcional têm apresentado melhor performance do que as métricas taxonômicas para explicar o funcionamento ecossistêmico, pois elas refletem variações em traços que influenciam diretamente o uso de recursos e o desempenho funcional dos organismos (MOUILLOT et al., 2011; FU et al., 2014). Por exemplo, um traço pode estar associado à eficiência fotossintética, explicando

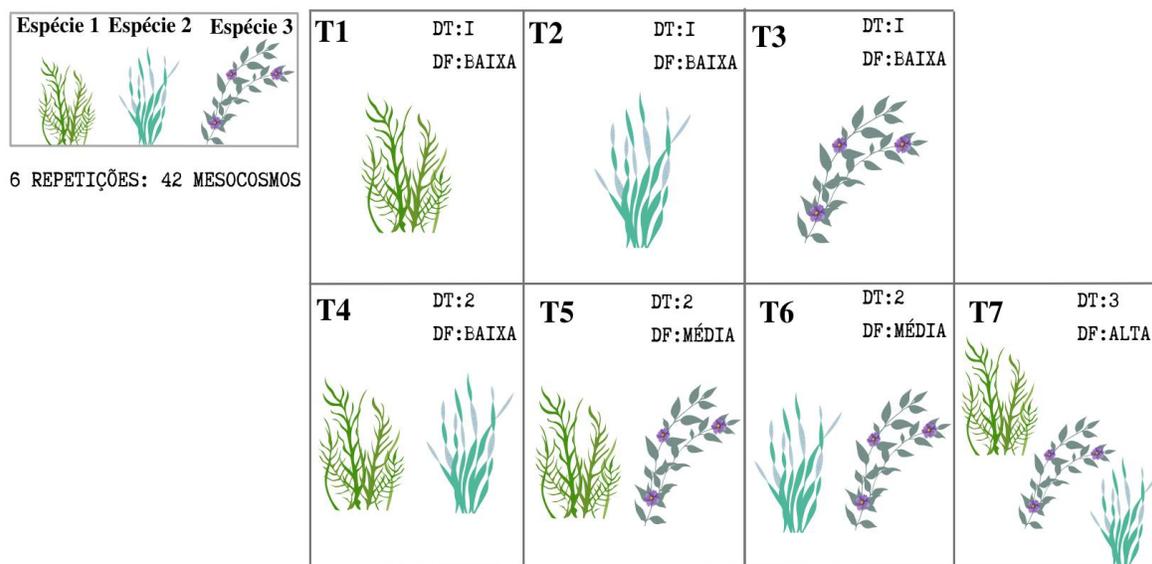
melhor a captação de nutrientes. Comunidades com traços complementares tendem a explorar os recursos de forma mais eficiente, aumentando a produtividade e a estabilidade do ecossistema, independentemente do número de espécies (DIAZ et al., 2007). Métricas como riqueza funcional (FRic) e dispersão funcional (FDis) permitem avaliar a amplitude das estratégias ecológicas presentes, enquanto a média ponderada da comunidade (*Community Weighted Mean* - CWM) possibilita investigar como traços específicos contribuem para os processos ecossistêmicos (GARNIER et al., 2004; CADOTTE, 2017). No entanto, a influência dessas dimensões da diversidade sobre a multifuncionalidade em ecossistemas aquáticos ainda é pouco explorada.

Neste estudo, investigamos o papel da diversidade de macrófitas aquáticas no funcionamento dos ecossistemas, considerando tanto a dimensão taxonômica quanto a funcional. Especificamente, analisamos a influência dessas dimensões sobre diferentes processos ecossistêmicos. Primeiramente, testamos se o aumento da diversidade está positivamente correlacionado com a absorção de nutrientes (fósforo e nitrogênio), a produção de biomassa e a multifuncionalidade, e qual das dimensões de diversidade melhor explica a variação nesses processos. Também investigamos como os traços funcionais morfológicos das macrófitas aquáticas influenciam a absorção de nutrientes e a multifuncionalidade do ecossistema, utilizando os valores médios padronizados por tratamento CWMs como preditores nos modelos. Hipotetizamos que a complementaridade funcional é o principal mecanismo subjacente a relação entre diversidade e funcionamento ecossistêmico, levando à predição de correlação positiva entre as métricas de diversidade, especialmente a funcional, e os processos avaliados. Essa expectativa se baseia em evidências de que comunidades com maior variação funcional apresentam maior partição de recursos e interações facilitadoras. A inclusão dos CWMs visa explorar possíveis indícios de efeito de seleção, embora essa não seja a expectativa central do estudo.

2. Metodologia

2.1. Delineamento experimental

Utilizamos três espécies de macrófitas (*Hymenachne amplexicaulis* Rudge, *Leersia hexandra* Swartz e *Commelina diffusa* Brum.f) para formar comunidades experimentais com diferentes combinações de espécies, variando em riqueza taxonômica (TD) e funcional (FD)



V. PREDITORA: TRATAMENTOS (RIQUEZA TAXONÔMICA, DIVERSIDADE FUNCIONAL (FRIC E FDIS), E CWM'S)

V. RESPOSTA: CONCENTRAÇÃO DE N E P, PRODUÇÃO DE BIOMASSA E MULTIFUNCIONALIDADE

Figura 1 - Delineamento experimental geral, com diferentes combinações de três espécies de macrófitas aquáticas, variando em diversidade taxonômica (DT) e funcional (RF). Cada tratamento representa uma composição distinta em mesocosmos: T1 a T3 correspondem às monoculturas; T4 a T6, às biculturas; e T7, à tricultura. Cada tratamento foi replicado seis vezes (n = 42 mesocosmos)

Focamos em macrófitas emergentes, selecionando espécies com variações morfológicas que permitissem combinações distintas em termos taxonômicos e funcionais, frequentemente encontradas e coexistindo em ecossistemas aquáticos tropicais (MORMUL et al., 2010; SOUZA et al., 2017). Sendo estas:

Hymenachne amplexicaulis (Poaceae): gramínea aquática emergente, perene, com colmos eretos e folhas largas que envolvem o caule. Nativa da América tropical, cresce em áreas alagadas como margens de rios e várzeas, formando aglomerados densos (POTT & POTT, 2000; LORENZI, 2008).

Commelina diffusa (Commelinaceae): erva rasteira de caules finos, folhas alternadas e flores azuladas. Nativa das Américas, ocorre em solos úmidos e sombreados no Brasil, formando tapetes vegetais densos em bordas de matas e margens de cursos d'água (FADEN, 2000; LORENZI, 2008).

Leersia hexandra (Poaceae): gramínea perene e emergente com rizomas, colmos eretos e folhas alongadas. Nativa de regiões tropicais, ocorre em áreas alagáveis e margens de rios no Brasil, formando povoamentos densos (LORENZI, 2008; POTT & POTT, 2000).

2.2. *Procedimentos específicos*

O experimento foi conduzido em estufa na Universidade Estadual de Maringá, Paraná, Brasil, e as plantas coletadas em uma lagoa próxima à universidade, tendo início no dia 04 de Março de 2023. As plantas foram mantidas em sacos plásticos durante o transporte para a estufa, sem seguida foram limpas dos sedimentos e então tiveram suas medidas de comprimento, biomassa total e peso padronizados para cada tratamento. O solo utilizado para o plantio foi obtido pela mistura de areia, terra vermelha, e substrato de onde as macrófitas foram coletadas, na proporção de 1:2:1, respectivamente. Adicionamos 2 mg TN L⁻¹ e 0,63 mg TP L⁻¹ em cada tratamento, igualmente, visando garantir a não deficiência de cada nutriente no substrato manipulado, e então foram coletadas amostras de água e sedimento de cada mesocosmo. As plantas foram distribuídas em sete tratamentos, com seis repetições cada, totalizando 42 mesocosmos plásticos (66 × 43,5 × 19,5 cm). O experimento foi finalizado (20 de Agosto de 2023), 169 dias após o primeiro plantio, no momento em que duas espécies floresceram (*Hymenachne amplexicaulis* e *Commelina diffusa*), e que a *Leersia hexandra* atingiu altura semelhante às encontradas em povoamentos onde foram colhidas. A decisão de interromper o experimento antes da terceira espécie florescer, foi tomada com base ao perigo de morte devido o amarelamento das folhas de

alguns indivíduos das outras espécies. Nesse momento, uma nova amostra água e do sedimento foi coletada, e as plantas retiradas dos mesocosmos para a obtenção de dados morfológicos.

2.3. Amostragem

Ao final do experimento, coletamos dados de cinco traços funcionais (área foliar, área foliar específica, biomassa seca total aérea e radicular e comprimento) seguindo um protocolo padronizado. Foram amostrados 216 indivíduos, representando as três espécies, com três indivíduos de cada espécie coletados em cada mesocosmo. Seleccionamos os indivíduos de maior e menor comprimento, e um de comprimento intermediário. Para as variáveis foliares (área foliar, área foliar específica e biomassa seca da folha), coletamos e medimos três folhas por indivíduo, obtendo valores médios por indivíduo para cada métrica.

A área foliar (AF) foi obtida pelo software ImageJ, através de fotos tiradas das folhas. Essa métrica reflete o investimento de carbono nas folhas, contribuindo para a ciclagem de nutrientes, a competição por recursos e a tolerância a diferentes condições ambientais (WRIGHT ET AL., 2004; DÍAZ et al., 2016). A área foliar específica (AFE) foi calculada pela a área unilateral de uma folha fresca dividida por sua massa seca em estufa ($AFE = \text{área foliar} / \text{massa seca}$), que integra o espectro econômico da folha, correlacionando-se à fotossíntese, ao conteúdo de nitrogênio e à longevidade foliar (WRIGHT et al., 2004). A biomassa seca total (separadas em aérea e radicular), foi determinada após secagem a 60 °C por 72 h. A produtividade foi representada pela biomassa total em cada tratamento, um substituto da produtividade do sistema (HILLEBRAND & CARDINALE, 2010). As medições de comprimento, por sua vez, correlacionam-se com a ciclagem de nutrientes e a produção de biomassa.

2.4. Estimando a diversidade funcional e valores médios ponderados da comunidade (CWM)

Foram utilizados dois índices de diversidade funcional: a riqueza funcional (FRic) e a dispersão funcional (FDis). O índice FRic mede o volume do polígono convexo formado pelos indivíduos de cada bandeja (comunidade) (VILLÉGER et al., 2008), representando a amplitude

dos traços funcionais e, conseqüentemente, o potencial de complementaridade funcional (MASON et al., 2005). Já o índice FDis mede o quão divergente os indivíduos estão em relação ao centro do espaço funcional da comunidade, indicando a diversidade de estratégias ecológicas presentes (LALIBERTÉ & LEGENDRE, 2010). Assim, enquanto o FRic é determinado pelos valores extremos dos traços e representa o volume máximo ocupado no espaço funcional, o FDis abrange também o preenchimento desse espaço, ao considerar a dispersão média dos indivíduos em relação ao centro da comunidade.

Para complementar a avaliação da diversidade funcional, calculamos também os valores médios ponderados da comunidade (CWM) para três traços morfológicos das macrófitas aquáticas: área foliar, área foliar específica e comprimento. O CWM expressa a composição funcional dominante da comunidade, refletindo os traços médios das espécies ponderados por sua biomassa relativa. Esse índice está associado à hipótese da razão de biomassa, segundo a qual as espécies mais abundantes, por sua maior biomassa relativa, exercem maior influência sobre os processos ecossistêmicos (GRIME, 1998; GARNIER et al., 2004). Essa hipótese está conceitualmente alinhada ao efeito de seleção descrito na teoria BEF, em que espécies dominantes com traços funcionais vantajosos determinam a maior parte da função do ecossistema (LOREAU & HECTOR, 2001).

Para o cálculo das métricas de diversidade funcional: riqueza funcional (FRic), dispersão funcional (FDis) e média ponderada da comunidade (CWM), utilizamos a função “dbFD” do pacote “FD” (Functional Diversity) no RStudio (VILLÉGER et al., 2008).

2.5. *Estimativa de retenção de nutrientes e multifuncionalidade ecológica*

As concentrações de fósforo total (TP) na água foram quantificadas por espectrofotometria (GOLTERMAN et al., 1978), enquanto as concentrações de nitrogênio total (TN) foram determinadas após oxidação com persulfato (BERGAMIN et al., 1978) e medida espectrofotometricamente por um sistema de injeção em fluxo, com redução de N-nitrito utilizando cádmio (GINÉ ET AL., 1980). Para o TN no solo, a estimativa foi através do método de Kjeldahl (BREMNER & MULVANEY, 1982), e PT através do método Mehlich-1 (M1) (MEHLICH, 1953). A retenção de nutrientes foi calculada pela fórmula: $1 - (N_f / N_i) * 100$, onde N_f representa a

concentração final e Ni a concentração inicial, resultando na porcentagem de nutriente retido ao longo do experimento.

Os índices de multifuncionalidade foram calculados separadamente para a água e o solo. Para o componente da água, o índice foi obtido a partir da padronização dos valores de produção de biomassa total, retenção de fósforo e retenção de nitrogênio na água, os quais foram posteriormente combinados por meio de uma média aritmética. Já o índice de multifuncionalidade do solo foi calculado com base na média dos valores padronizados de retenção de fósforo e nitrogênio no solo.

2.6. *Análise de dados*

Modelos

Para avaliar o efeito da diversidade taxonômica e diversidade funcional sobre as variáveis resposta (absorção de fósforo, absorção de nitrogênio, biomassa total e índices de multifuncionalidade), montamos modelos lineares generalizados (GLMs) utilizando a função `glm()` no software R (R CORE TEAM, 2024), utilizando a família Gaussiana. Além das métricas de diversidade (riqueza taxonômica, FRic e FDis), também utilizamos modelos de valores médios ponderados da comunidade (CWM) de traços morfológicos, calculados com base na biomassa relativa das espécies. Os CWMs refletem a composição funcional dominante das comunidades e permitiram investigar quais traços funcionais estão mais fortemente associados ao funcionamento ecossistêmico, incluindo a multifuncionalidade e a retenção de nutrientes. As variáveis resposta que variaram entre os tratamentos foram submetidas a uma análise complementar visando determinar o papel da complementaridade e da seleção nas suas respostas.

Partição dos Efeitos de Seleção e Complementaridade

Para explorar os mecanismos que influenciam a variação da biomassa, aplicamos a partição dos efeitos líquidos da diversidade taxonômica (ELD), conforme proposto por Loreau & Hector (2001). Essa análise foi realizada apenas para a variável biomassa, por ter sido a única variável resposta que apresentou diferenças significativas entre os tratamentos. Essa partição nos permitiu decompor os efeitos líquidos da biodiversidade em dois componentes: efeitos de complementariedade (COM), efeitos de seleção (SEL). O efeito líquido da diversidade foi calculado como:

$$NBE = \sum (Y - \bar{M})$$

onde Y representa a biomassa observada de cada espécie na mistura, \bar{M} é a biomassa esperada com base na média das monoculturas. Essa métrica quantifica o impacto geral da diversidade sobre a produtividade da comunidade. O efeito da complementariedade (COM) foi estimado como:

$$COM = N \times \bar{M} \times \Delta R\bar{Y}$$

onde N representa o número de espécies na mistura, \bar{M} é a biomassa média das espécies em monocultura, $\Delta R\bar{Y}$ é a variação relativa do rendimento de cada espécie na mistura em relação ao esperado. Valores positivos de COM indicam que a produtividade das espécies em mistura superou a expectativa baseada nos monocultivos, sugerindo facilitação e partilha de recursos, enquanto valores negativos indicam competição. O efeito de seleção (SEL) foi calculado como:

$$SEL = N \times COV (M, \Delta RY)$$

onde $COV(M, \Delta RY)$ representa a covariância entre a biomassa de uma espécie em monocultura (M) e sua variação no rendimento relativo na mistura (ΔRY). Valores positivos de SEL mostram que espécies mais produtivas em monocultura também dominaram as misturas, enquanto valores negativos indicam que espécies menos produtivas tiveram maior ganho de produtividade, possivelmente por interações positivas.

A variável “RY”, representa a proporção esperada da biomassa na mistura, considerando a composição da comunidade. Assim, a equação para a variação relativa do rendimento foi ajustada para:

$$\Delta RY = \frac{Y}{M} - RY$$

Em seguida, testamos se a diversidade funcional (FRic e FDis) poderia prever a magnitude dos efeitos obtidos pela partição (ELD, COM e SEL). Essa abordagem segue a proposta metodológica de Huang et al. (2020), que aplicaram métricas funcionais para entender os mecanismos subjacentes aos efeitos de diversidade sobre a biomassa. Para isso, realizamos regressões lineares simples entre cada métrica funcional (FRic, FDis) e os componentes da partição. Para a riqueza taxonômica, utilizamos o teste de Wilcoxon para a variável ELD, devido à ausência de distribuição normal, e o teste t para as variáveis COM e SEL, que atendiam aos pressupostos de normalidade.

3. Resultados

Dentre as variáveis avaliadas como indicadores de processos ecossistêmicos, apenas a biomassa apresentou variação estatisticamente significativa em resposta aos diferentes níveis de diversidade. Esses resultados serão detalhados na seção a seguir. Não foram observados efeitos significativos da riqueza taxonômica, riqueza funcional e dispersão funcional sobre a retenção de fósforo e nitrogênio (na água e no solo), tampouco sobre os índices de multifuncionalidade. Da mesma forma, os valores médios ponderados por comunidade (CWMs) das características morfológicas analisadas também não apresentaram associação significativa com essas variáveis resposta. Esses resultados indicam que, no contexto experimental avaliado, a diversidade funcional e taxonômica influenciou positivamente a produção de biomassa (Rtax: $p < 0,05$, $R^2 = 0,43$; FRic: $p < 0,05$, $R^2 = 0,57$; FDis: $p < 0,05$, $R^2 = 0,37$), mas não exerceu efeitos diretos sobre a retenção de nutrientes ou a multifuncionalidade do sistema.

3.1. *Produção de Biomassa*

A produção de biomassa (g DW) foi significativamente explicada por três componentes da diversidade: riqueza taxonômica ($R^2 = 0,43$), riqueza funcional ($R^2 = 0,57$) e dispersão funcional ($R^2 = 0,37$) (Tabela 1). Ou seja, a produção de biomassa aumentou progressivamente à medida que a riqueza taxonômica e funcional dos tratamentos também aumentou. Entre as métricas funcionais, a riqueza funcional (FRic) apresentou o maior poder explicativo, mas a dispersão funcional (FDis) também mostrou relação positiva com a produção de biomassa, ainda que com menor poder explicativo (Figura 3).

Também, onde há a combinação de duas espécies com características funcionais similares (H + C), é possível observar que essa combinação produziu maior biomassa em comparação com as mesmas espécies cultivadas em monocultivo, reforçando a relevância das interações entre espécies para o funcionamento do ecossistema. Adicionalmente, é possível observar que a produção da biomassa foi maior na parte aérea das plantas, padrão que pode ser explicado pela alocação estratégica de recursos (Figura 2).

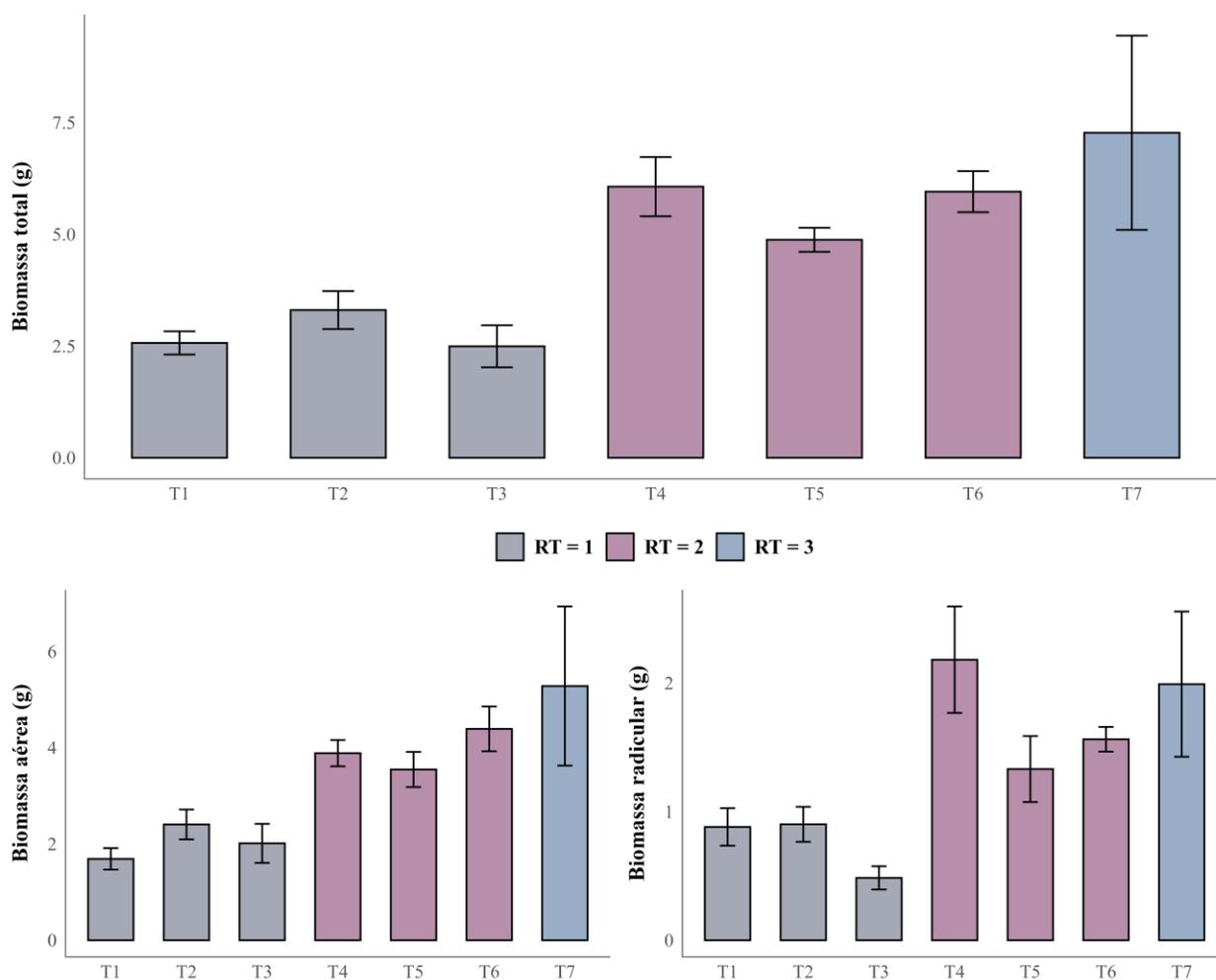


Figura 2 - Variação da produção de biomassa (média±erro padrão) (a) total; (b) aérea; (c) radicular. As cores rosa, verde e azul, representam, respectivamente, o aumento da riqueza taxonômica (RT) (1; 2; 3 e 4). A riqueza taxonômica (RT) é apresentada como (1; 2 e 3). A letra “L”, “H” e “C”, representam as espécies *Leersia hexandra*; espécie *Hymenachne amplexicaulis* e *Commelina difusa*, respectivamente. As somas (+), representam as combinações das espécies dentro do tratamento.

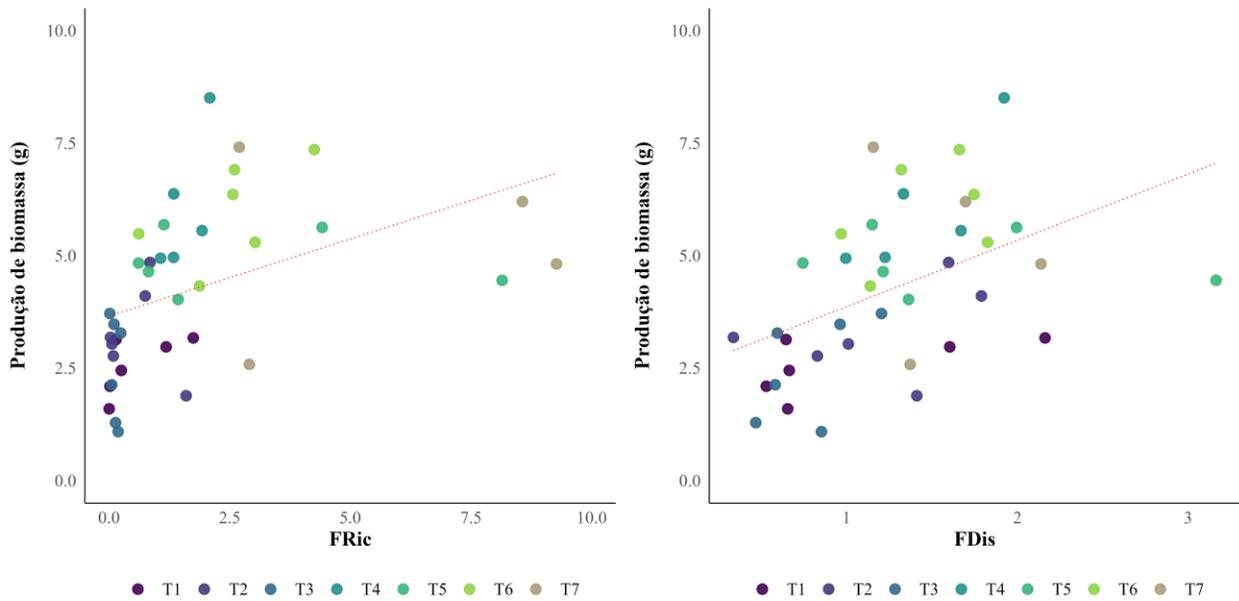


Figura 3 - Relação entre as métricas de diversidade funcional e a produção de biomassa total (g). À esquerda, a riqueza funcional (FRic) mostra associação positiva com a biomassa, indicando que comunidades com maior amplitude de traços funcionais tendem a ser mais produtivas. À direita, a dispersão funcional (FDis) também apresenta relação positiva, embora com menor força explicativa. Cada ponto representa uma réplica experimental, e as cores indicam os diferentes tratamentos (T1 a T7).

3.2. *Partição dos Efeitos da diversidade na biomassa*

A partição dos efeitos da diversidade, com base na biomassa e na composição taxonômica das comunidades, revelou que o efeito líquido da diversidade (ELD) e o efeito de complementaridade (COM) foram os principais componentes associados ao aumento na produção de biomassa. Ou seja, ELD e COM aumentaram significativamente com o aumento da riqueza funcional. Por outro lado, o efeito de seleção (SEL) não apresentou influência significativa sobre a produção de biomassa (Figuras 4 e 5).

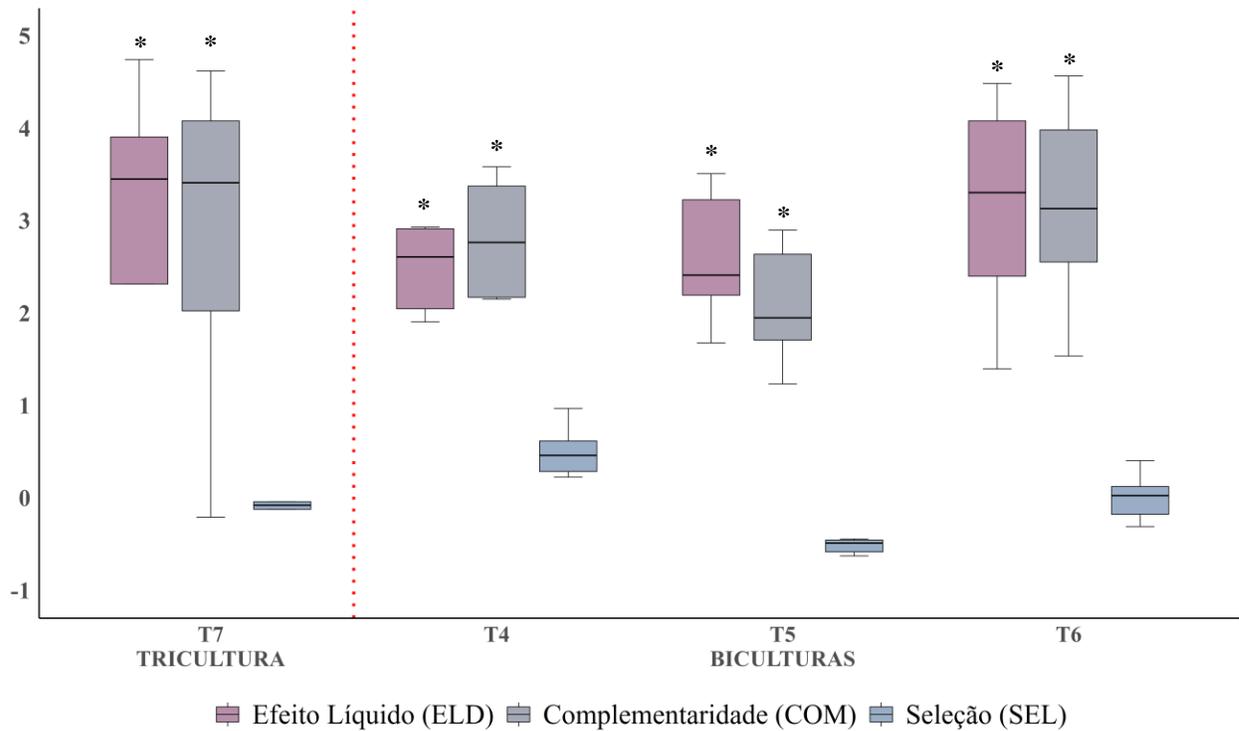


Figura 4 - Valores dos componentes da partição dos efeitos líquidos da diversidade (ELD), complementariedade (COM) e seleção (SEL) sobre a produção de biomassa, calculados para os tratamentos de biculturas (T4, T5, T6) e tricultura (T7). As caixas representam a variação entre réplicas, e os asteriscos (*) indicam valores significativamente diferentes de zero ($p < 0,05$).

Também testamos se a variação nos componentes está relacionada à diversidade funcional das comunidades (Figura 5). As correlações indicam que a variação funcional entre as espécies está positivamente associada aos efeitos de diversidade observados, especialmente ao componente de complementariedade, embora com força explicativa moderada.

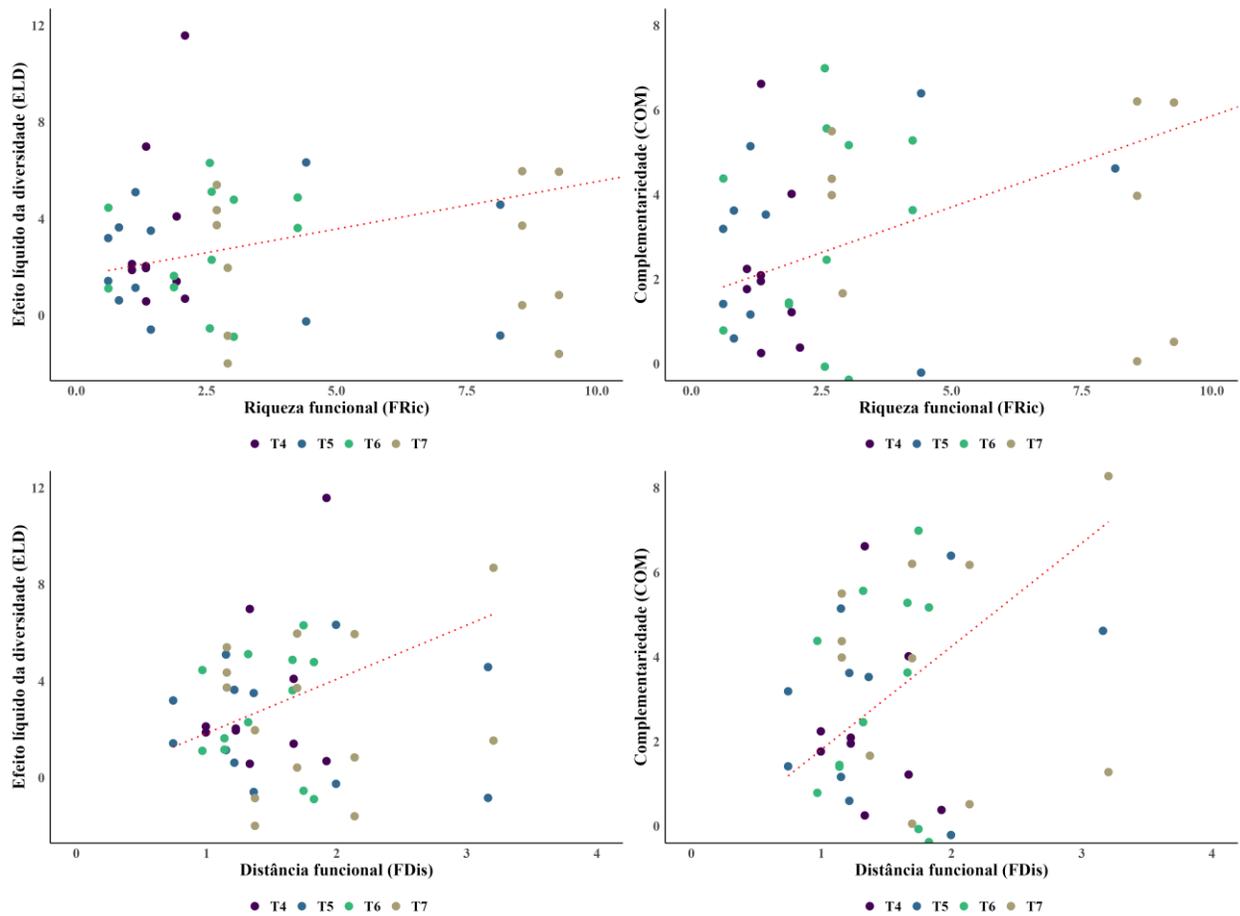


Figura 5 - Relação entre as métricas de diversidade funcional (riqueza funcional - FRic e dispersão funcional - FDis) e os componentes da partição dos efeitos líquidos da diversidade: efeito líquido da diversidade (ELD) e efeito de complementaridade (COM). Cada ponto representa uma réplica experimental, e as cores indicam os diferentes tratamentos de bicultura e tricultura (T4 a T7). As relações entre FRic e ELD ($R^2 = 0,15$; $p < 0,05$), e entre FRic e COM ($R^2 = 0,16$; $p < 0,05$) foram significativas. Para FDis, tanto ELD ($R^2 = 0,09$; $p < 0,05$) quanto COM ($R^2 = 0,10$; $p < 0,05$) também apresentaram relações positivas.

4. Discussão

A relação entre diversidade e funcionamento ecossistêmico tem sido amplamente investigada, mas os mecanismos subjacentes ainda são debatidos, especialmente no contexto da diversidade funcional (TILMAN ET AL., 1997; LOREAU et al., 2001). Neste estudo, avaliamos como a diversidade taxonômica e funcional de macrófitas aquáticas influencia a produção de biomassa, a retenção de nutrientes e a multifuncionalidade. Observamos que a produção de biomassa aumentou com a diversidade, com um efeito mais forte da diversidade funcional, sugerindo complementaridade funcional. No entanto, ao contrário de nossas expectativas, nem a diversidade taxonômica nem a funcional tiveram influência significativa sobre a retenção de nutrientes ou a multifuncionalidade. Da mesma forma entre os valores médios ponderados dos traços funcionais e os processos avaliados. Esses resultados indicam que os efeitos da diversidade funcional sobre o funcionamento ecossistêmico variam entre diferentes processos, reforçando a contexto dependência da relação entre biodiversidade e funcionamento do ecossistema (CARDINALE et al., 2011; CAVANAUGH et al., 2014; FINEGAN et al., 2015; SIEBENKÄS et al., 2016).

Nossos resultados indicam que a diversidade funcional teve maior influência na produção de biomassa do que a diversidade taxonômica, corroborando evidências de que comunidades com maior variação em traços funcionais utilizam os recursos de maneira mais eficiente (TILMAN ET AL., 1997; LOREAU & HECTOR, 2001; CARDINALE ET AL., 2011). A relação positiva observada com a riqueza funcional (FRic) sugere que a presença de espécies com características morfológicas contrastantes como o maior porte ereto de *Hymenachne*, o hábito rasteiro de *Commelina* e as folhas alongadas de *Leersia*, favoreceu a ocupação tridimensional do espaço e a interceptação eficiente da luz, reduzindo a sobreposição funcional (HOOPER et al., 2005; GROSS et al., 2007). Embora FDis tenha apresentado menor poder explicativo que FRic, sua contribuição positiva indica que a magnitude das diferenças funcionais entre espécies, mais do que a simples presença de múltiplos traços favoreceu a partilha de recursos e a redução da competição direta. Esse padrão pode estar relacionado ao fato de que, nos tratamentos mais produtivos, as espécies funcionalmente distintas também participaram de forma mais equilibrada na comunidade, contribuindo ativamente para a estrutura funcional e para a eficiência no uso dos recursos (LALIBERTÉ & LEGENDRE, 2010).

A partição dos efeitos líquidos da diversidade mostrou que esse aumento na biomassa foi causado pelo efeito de complementariedade, enquanto o efeito de seleção não foi significativo. Esse padrão reforça que a alta produtividade das comunidades não foi resultado da dominância de uma única espécie altamente produtiva, mas sim das interações entre espécies funcionalmente distintas, promovendo melhor exploração de recursos (GROSS et al, 2007; CARDINALE et al., 2011). Um exemplo evidente está no tratamento T4, que combinou *Hymenachne* e *Leersia*. Apesar de ambas apresentarem porte ereto, elas diferem funcionalmente em atributos como área foliar e alocação de biomassa, o que pode ter promovido complementariedade na aquisição de recursos. Essa combinação resultou em maior produção de biomassa do que os respectivos monocultivos, reforçando que o aumento da produtividade não depende apenas da adição de espécies (riqueza taxonômica), mas do grau de diferenciação funcional entre elas. Assim, nossos resultados evidenciam que métricas funcionais são essenciais para entender os mecanismos subjacentes à relação entre biodiversidade e funcionamento do ecossistema (HOOPER et al., 2005; LOREAU & HECTOR, 2001)

Além disso, ao aplicar o método de partição dos efeitos líquidos da diversidade proposto por Loreau & Hector (2001), com base na composição taxonômica das comunidades, este estudo investigou se as métricas funcionais FRic e FDis estavam associadas à magnitude dos efeitos observados. Com isso, amplia-se a compreensão sobre os mecanismos subjacentes à relação entre biodiversidade e produtividade. Essa abordagem permitiu ir além da análise tradicional centrada apenas na composição de espécies, evidenciando como as diferenças em traços funcionais influenciam diretamente o funcionamento do ecossistema. Nossos resultados demonstraram que a complementariedade funcional continuou sendo o principal mecanismo favorecendo a biomassa, reforçando que não apenas a presença de múltiplas espécies, mas a magnitude das diferenças funcionais entre elas influencia a produtividade (KRAFT et al., 2015). Comunidades com maior FDis tendem a reduzir a competição e explorar os recursos de forma mais eficiente, favorecendo a biomassa (LOREAU et al., 2012; CADOTTE, 2017). Esse padrão é consistente com estudos em macrófitas, que indicam que sua alta eficiência na absorção de nutrientes reduz o efeito de seleção, tornando a complementariedade o principal mecanismo envolvido (CHOUDHURY et al., 2018; RIIS et al., 2018). Independentemente do método utilizado, seja pelos modelos lineares generalizados (GLM) ou pela partição de efeitos líquidos, nossos resultados reforçam que a

complementariedade funcional é o principal fator mediando a produtividade das comunidades de macrófitas.

Também, a maior produção de biomassa observada na parte aérea em comparação com a radicular sugere uma alocação estratégica de recursos pelas macrófitas, priorizando o crescimento foliar em resposta à alta disponibilidade de água e nutrientes no meio aquático (REICH et al., 1997; WRIGHT et al., 2004). Esse padrão pode ser explicado pelo fato de que diversidade funcional pode influenciar a distribuição da biomassa, influenciando a alocação dos recursos em resposta à disponibilidade de luz e nutrientes (BOUCHARD ET AL. 2007). Em ambientes alagados, a captação de luz é um fator limitante para a fotossíntese, levando as plantas a investirem mais no desenvolvimento da parte aérea para maximizar a assimilação da luz, conseqüentemente, o acúmulo de biomassa (NIINEMETS, 2010; THOMAZ & BINI., 1998). Ainda, a menor biomassa radicular pode ter sido influenciada pela homogeneidade e disponibilidade de nutrientes no mesocosmo, reduzindo a necessidade de investimento sedimentar (BOUCHARD et al., 2007).

A ausência de efeito da diversidade funcional, taxonômica e dos CWMs na retenção de nutrientes e multifuncionalidade pode ser explicada por múltiplos fatores ecológicos e metodológicos. Em sistemas onde os nutrientes são amplamente disponíveis, como no caso deste experimento, o efeito positivo da biodiversidade na captação pode ser minimizado pela saturação do sistema, tornando a complementariedade funcional menos relevante para esse processo (TILMAN & LEHMAN, 1997; WEIGELHOFER et al. 2018). Embora as espécies utilizadas apresentem diferenças morfológicas, todas pertencem ao mesmo grupo funcional (macrófitas emergentes), o que pode ter limitado a amplitude dos efeitos funcionais observados sobre a absorção e a retenção de nutrientes. Isso sugere que, apesar das variações interespecíficas, as diferenças entre as estratégias fisiológicas dessas espécies não foram suficientemente contrastantes para gerar efeitos detectáveis nesses processos. Estudos demonstram que misturas envolvendo formas de vida funcionalmente mais contrastantes, como macrófitas emergentes, submersas e flutuantes, promovem maior eficiência na ciclagem e retenção de nutrientes, justamente por apresentarem mecanismos distintos de captação (CHOUDHURY et al., 2018). Em ecossistemas terrestres, a heterogeneidade do solo frequentemente promove maior eficiência na retenção de nutrientes por meio da especialização de nichos (GARCÍA PALACIOS et al., 2012), mas essa dinâmica pode ser menos expressiva em sistemas aquáticos, onde os recursos são mais homogêneos

(STACHOWICZ ET AL., 2008). Adicionalmente, estudos indicam que maiores escalas espaciais e variações temporais mais amplas em sistemas naturais aumentam a heterogeneidade ambiental e a diversidade de nichos disponíveis, potencializando os efeitos positivos da biodiversidade na retenção de nutrientes um padrão menos evidente em experimentos controlados de curta duração (CARDINALE et al., 2011). Assim, nossos resultados sugerem que a influência da biodiversidade na ciclagem de nutrientes pode depender de uma interação mais complexa entre diversidade funcional, condições ambientais e escalas temporais, o que reforça a necessidade de abordagens experimentais que considerem esses fatores o investigar a relação entre biodiversidade e funcionamento ecossistêmico.

Nossos resultados reforçam que a diversidade funcional tem um papel mais relevante do que a diversidade taxonômica na produção de biomassa, potencializada predominantemente pelo efeito de complementaridade. Porém, não encontramos evidências que a diversidade funcional influencie a retenção de nutrientes ou a multifuncionalidade. Embora o experimento tenha sido conduzido por um período significativo (169 dias), estudos de longo prazo sugerem que os efeitos da biodiversidade na ciclagem de nutrientes podem se intensificar ao longo do tempo (CARDINALE, 2011, à medida que interações ecológicas e processos de estabilização do ecossistema ocorrem. Além disso, a baixa heterogeneidade ambiental nos mesocosmos, característica comum de experimentos controlados e também observada em muitos sistemas aquáticos naturais, pode ter limitado a expressão de efeitos da diversidade, diferentemente de ecossistemas terrestres, onde a variabilidade espacial de recursos favorece a especialização e a complementaridade funcional. Assim, futuras pesquisas devem considerar diferentes níveis de disponibilidade de nutrientes (OELMANN et al., 2011), períodos experimentais mais longos e maior variabilidade espacial (STACHOWICZ et al., 2008) para uma compreensão mais profunda da relação entre biodiversidade e funcionamento ecossistêmico em ecossistemas aquáticos.

5. Conclusão

Este estudo evidencia que, mesmo em ambientes aquáticos relativamente homogêneos, a diversidade funcional exerce papel central na produtividade de macrófitas aquáticas, sustentada principalmente por efeitos de complementariedade. Por outro lado, a ausência de efeitos sobre a retenção de nutrientes e a multifuncionalidade indica que essas funções ecossistêmicas mais complexas podem requerer contrastes funcionais mais amplos entre espécies e escalas espaciais ou temporais maiores. Esses achados reforçam a importância de integrar métricas funcionais em estudos experimentais e estratégias de manejo, para compreender e conservar os processos ecossistêmicos em ambientes aquáticos.

6. Referências

- BARBIER, E. B. et al. The value of estuarine and coastal ecosystem services. **Ecological Monographs**, v. 81, n. 2, p. 169–193, maio 2011.
- BOUCHARD, V., FREY, S. D., GILBERT, J. M., & REED, S. E. Effects of Macrophyte Functional Group Richness on Emergent Freshwater Wetland Functions. **Ecology**, v. 88, n. 11, p. 2903–2914, nov. 2007.
- BREMNER, J. M.; MULVANEY, C. S. Total nitrogen. In: PAGE, A. L. et al. (Ed.). *Methods of soil analysis: Part 2 - Chemical and microbiological properties*. 2. ed. Madison: American Society of Agronomy, 1982. p. 595–624.
- CADOTTE, M. W. Functional traits explain ecosystem function through opposing mechanisms. **Ecology Letters**, v. 20, n. 8, p. 989–996, 22 ago. 2017.
- CALIMAN, A. et al. The prominence of and biases in biodiversity and ecosystem functioning research. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, n. 3, p. 651–664, 6 mar. 2010.
- CARDINALE, B. J. et al. The functional role of producer diversity in ecosystems. **American Journal of Botany**, v. 98, n. 3, p. 572–592, mar. 2011.
- CAVANAUGH, K. C. et al. Carbon storage in tropical forests correlates with taxonomic diversity and functional dominance on a global scale. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 5, p. 563–573, 14 maio 2014.
- CHOU DHURY, M. I. et al. Mixtures of macrophyte growth forms promote nitrogen cycling in wetlands. **Science of The Total Environment**, v. 635, p. 1436–1443, set. 2018a.
- CHOU DHURY, M. I. et al. Mixtures of macrophyte growth forms promote nitrogen cycling in wetlands. **Science of The Total Environment**, v. 635, p. 1436–1443, set. 2018b.
- COSTANZA, R. et al. The value of the world's ecosystem services and natural capital. **Nature**, v. 387, n. 6630, p. 253–260, maio 1997.
- DÍAZ, S. et al. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 52, p. 20684–20689, 26 dez. 2007.
- DÍAZ, S.; CABIDO, M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 16, n. 11, p. 646–655, nov. 2001.
- DODDS, W. K. Eutrophication and trophic state in rivers and streams. **Limnology and Oceanography**, v. 51, n. 1part2, p. 671–680, 26 jan. 2006.

DODDS, W. K. et al. Eutrophication of U.S. Freshwaters: Analysis of Potential Economic Damages. **Environmental Science & Technology**, v. 43, n. 1, p. 12–19, 1 jan. 2009.

DUDGEON, D. et al. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. **Biological Reviews**, v. 81, n. 2, p. 163–182, 15 maio 2006.

FARGIONE, J. et al. From selection to complementarity: shifts in the causes of biodiversity–productivity relationships in a long-term biodiversity experiment. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 274, n. 1611, p. 871–876, 22 mar. 2007.

FARGIONE, J.; BROWN, C. S.; TILMAN, D. Community assembly and invasion: An experimental test of neutral versus niche processes. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 100, n. 15, p. 8916–8920, 22 jul. 2003.

FINEGAN, B. et al. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. **Journal of Ecology**, v. 103, n. 1, p. 191–201, 2 jan. 2015.

FLYNN, D. F. B. et al. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. **Ecology Letters**, v. 12, n. 1, p. 22–33, 9 jan. 2009.

FU, H. et al. Functional traits composition predict macrophytes community productivity along a water depth gradient in a freshwater lake. **Ecology and Evolution**, v. 4, n. 9, p. 1516–1523, 26 maio 2014.

GARCÍA-PALACIOS, P. et al. Plant responses to soil heterogeneity and global environmental change. **Journal of Ecology**, v. 100, n. 6, p. 1303–1314, 4 nov. 2012.

GARNIER, E. et al. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession.. **Ecology**, v. 85, n. 9, p. 2630–2637, set. 2004.

GINÉ, M. F. et al. Simultaneous determination of nitrate and nitrite by flow injection analysis. **Analytica Chimica Acta**, v. 114, p. 191–197, fev. 1980.

GRIME, J. P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. **Journal of Ecology**, v. 86, n. 6, p. 902–910, 5 dez. 1998.

GROSS, N. et al. Complementarity as a mechanism of coexistence between functional groups of grasses. **Journal of Ecology**, v. 95, n. 6, p. 1296–1305, 4 nov. 2007.

H. L. GOLTERMAN, R. S.; CLYMO, M. A. M. O. Methods for Physical and Chemical Analysis of Fresh Waters. Em: **IBP Handbook**. 2. ed. [s.l.] Blackwell Scientific Publications, 1978. v. 8.

- HILLEBRAND, H.; BENNETT, D. M.; CADOTTE, M. W. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. **Ecology**, v. 89, n. 6, p. 1510–1520, jun. 2008.
- HILLEBRAND, H.; CARDINALE, B. J. A critique for meta-analyses and the productivity–diversity relationship. **Ecology**, v. 91, n. 9, p. 2545–2549, set. 2010.
- HOOPER, D. U. et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*. **Ecological Monographs**, v. 75, n. 1, p. 3–35, fev. 2005.
- HOOPER, D. U. et al. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. **Nature**, v. 486, n. 7401, p. 105–108, 2 jun. 2012.
- HUANG, Y. et al. Impacts of species richness on productivity in a large-scale subtropical forest experiment. **Science**, v. 362, n. 6410, p. 80–83, 5 out. 2018.
- KRAFT, N. J. B. et al. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. **Functional Ecology**, v. 29, n. 5, p. 592–599, 8 maio 2015.
- LALIBERTÉ, E.; LEGENDRE, P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, v. 91, n. 1, p. 299–305, jan. 2010.
- LOREAU, M. et al. Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. **Science**, v. 294, n. 5543, p. 804–808, 26 out. 2001.
- LOREAU, M. et al. Niche and fitness differences relate the maintenance of diversity to ecosystem function: comment. **Ecology**, v. 93, n. 6, p. 1482–1487, jun. 2012.
- LOREAU, M.; HECTOR, A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. **Nature**, v. 412, n. 6842, p. 72–76, 5 jul. 2001.
- LORENZI, H. **Plantas daninhas do Brasil: terrestres, aquáticas, parasitas, tóxicas e medicinais**. 4. ed. Nova Odessa: [s.n.].
- MASON, N. W. H. et al. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos**, v. 111, n. 1, p. 112–118, 14 out. 2005.
- MOUILLOT, D. et al. Functional Structure of Biological Communities Predicts Ecosystem Multifunctionality. **PLoS ONE**, v. 6, n. 3, p. e17476, 10 mar. 2011.
- MORMUL R. P., FERREIRA F. A., CARVALHO P., MICHELAN T. S., SILVEIRA M. J., & THOMAZ S. M. Aquatic macrophytes in the large, sub-tropical Itaipu Reservoir, Brazil. **Revista de Biología Tropical**, v. 58, n. 4, 8 dez. 2010.

NIINEMETS, Ü.; COPOLOVICI, L.; HÜVE, K. High within-canopy variation in isoprene emission potentials in temperate trees: Implications for predicting canopy-scale isoprene fluxes. **Journal of Geophysical Research: Biogeosciences**, v. 115, n. G4, 2 dez. 2010.

OELMANN, Y. et al. Plant diversity effects on aboveground and belowground N pools in temperate grassland ecosystems: Development in the first 5 years after establishment. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 25, n. 2, p. n/a-n/a, jun. 2011.

FADEN, R. B.; PUENTE, R. Commelinaceae Spiderwort Family. **Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science**, v. 33, p. 19–26, 2001.

REICH, P. B.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, D. S. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 94, n. 25, p. 13730–13734, 9 dez. 1997.

REZANIA, S. et al. Comprehensive review on phytotechnology: Heavy metals removal by diverse aquatic plants species from wastewater. **Journal of Hazardous Materials**, v. 318, p. 587–599, nov. 2016.

RIIS, T. et al. Submerged freshwater plant communities do not show species complementarity effect in wetland mesocosms. **Biology Letters**, v. 14, n. 12, p. 20180635, 12 dez. 2018.

ROSCHER, C. et al. Using Plant Functional Traits to Explain Diversity–Productivity Relationships. **PLoS ONE**, v. 7, n. 5, p. e36760, 18 maio 2012.

SALOMON, A. K.; TANAPE, N. M.; HUNTINGTON, H. P. Serial depletion of marine invertebrates leads to the decline of a strongly interacting grazer. **Ecological Applications**, v. 17, n. 6, p. 1752–1770, set. 2007.

SCHULTZ, R. et al. Plant Community Composition More Predictive than Diversity of Carbon Cycling in Freshwater Wetlands. **Wetlands**, v. 31, n. 5, p. 965–977, 9 out. 2011.

SIDINEI MAGELA THOMAZ; LUIS MAURICIO BINI. Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas em reservatórios. **Acta Limnológica Brasiliensia**, v. 10, p. 103–116, 1998.

SIEBENKÄS, A.; SCHUMACHER, J.; ROSCHER, C. Resource Availability Alters Biodiversity Effects in Experimental Grass-Forb Mixtures. **PLOS ONE**, v. 11, n. 6, p. e0158110, 24 jun. 2016.

SOUZA DC, CUNHA ER, MURILLO RDA, SILVEIRA MJ, PULZATTO MM, DAINEZ-FILHO MS, et al. Species inventory of aquatic macrophytes in the last undammed stretch of the Upper Paraná River, Brazil. **Acta Limnológica Brasiliensia**, v. 29, n. 0, 11 dez. 2017.

STACHOWICZ, J. J. et al. Diversity enhances cover and stability of seaweed assemblages: the role of heterogeneity and time. **Ecology**, v. 89, n. 11, p. 3008–3019, nov. 2008.

TILMAN, D. et al. The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. **Science**, v. 277, n. 5330, p. 1300–1302, 29 ago. 1997.

TILMAN, D. et al. Diversity and Productivity in a Long-Term Grassland Experiment. **Science**, v. 294, n. 5543, p. 843–845, 26 out. 2001.

TILMAN, D.; LEHMAN, C. L.; THOMSON, K. T. Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 94, n. 5, p. 1857–1861, 4 mar. 1997.

TILMAN, D.; REICH, P. B.; KNOPS, J. M. H. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. **Nature**, v. 441, n. 7093, p. 629–632, jun. 2006.

VALI JOANA POTT; ARNILDO POTT. **Plantas aquáticas do Pantanal**. Brasília: EMBRAPA, 2000.

VANHOUDT, N. et al. Potential of higher plants, algae, and cyanobacteria for remediation of radioactively contaminated waters. **Chemosphere**, v. 207, p. 239–254, set. 2018.

VILLÉGER, S.; MASON, N. W. H.; MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, v. 89, n. 8, p. 2290–2301, ago. 2008.

VYMAZAL, J. Removal of nutrients in various types of constructed wetlands. **Science of The Total Environment**, v. 380, n. 1–3, p. 48–65, jul. 2007.

VYMAZAL, J. Constructed Wetlands for Wastewater Treatment: Five Decades of Experience. **Environmental Science & Technology**, v. 45, n. 1, p. 61–69, 1 jan. 2011a.

VYMAZAL, J. Plants used in constructed wetlands with horizontal subsurface flow: a review. **Hydrobiologia**, v. 674, n. 1, p. 133–156, 17 out. 2011b.

VYMAZAL, J. Emergent plants used in free water surface constructed wetlands: A review. **Ecological Engineering**, v. 61, p. 582–592, dez. 2013.

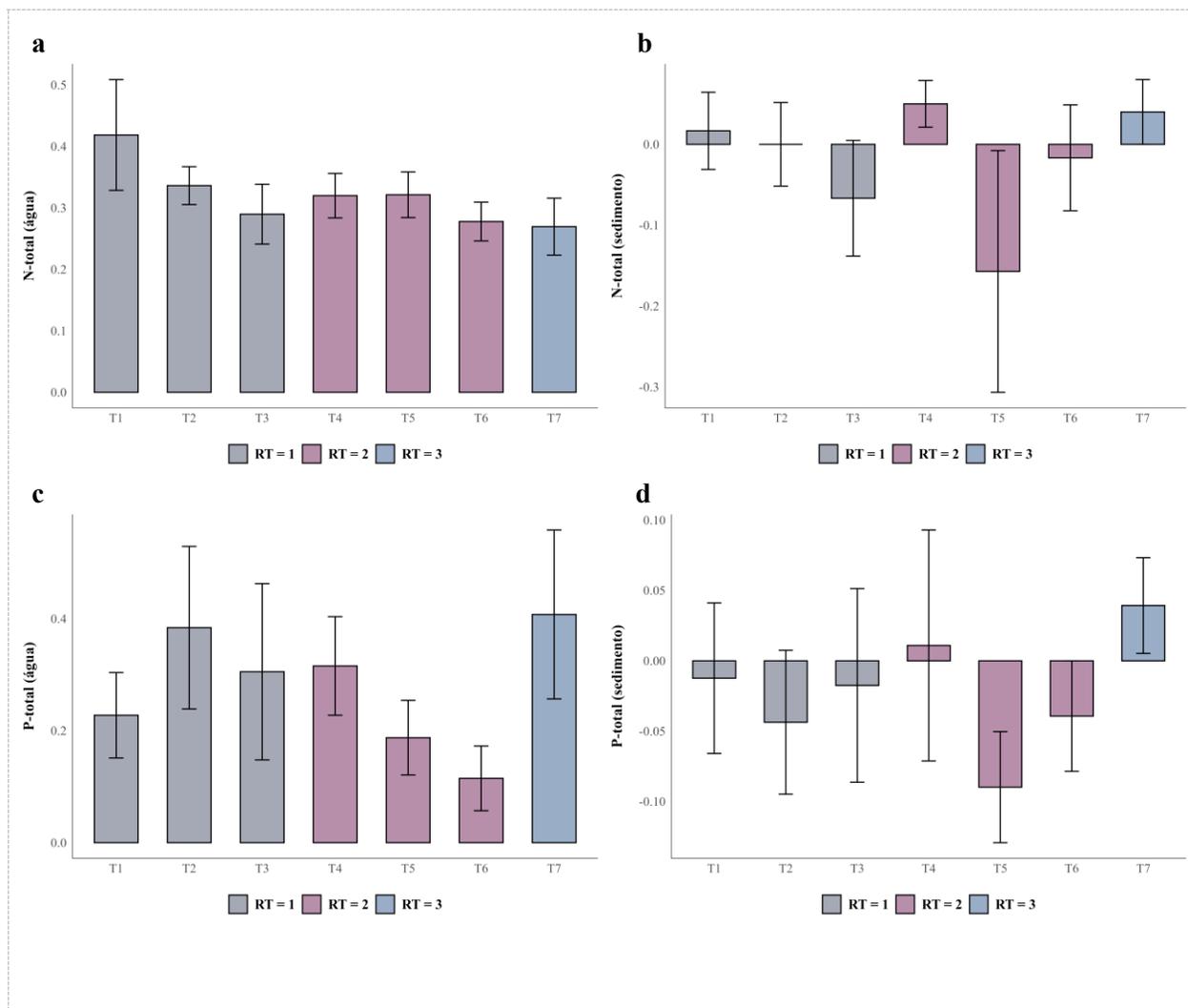
WEIGELHOFER, G.; HEIN, T.; BONDAR-KUNZE, E. Phosphorus and Nitrogen Dynamics in Riverine Systems: Human Impacts and Management Options. Em: **Riverine Ecosystem Management**. Cham: Springer International Publishing, 2018. p. 187–202.

WRIGHT, I. J. et al. The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821–827, abr. 2004.

7. Material Suplementar

Relações entre Diversidade Funcional e Variáveis Ambientais

Esta sessão apresenta gráficos adicionais que exploram as relações que não foram significativas entre as variáveis predictoras (RTax, FRic, FDis e CWM's morfológicos) e as diferentes variáveis resposta: retenção de nitrogênio e fósforo na água e no sedimento, além dos índices de multifuncionalidade e traços morfológicos das espécies (como área foliar, comprimento e área foliar específica). Para investigar essas relações, foi utilizado o modelo linear generalizado (GLM), que permite avaliar as contribuições dessas variáveis predictoras na explicação das respostas ambientais e funcionais.



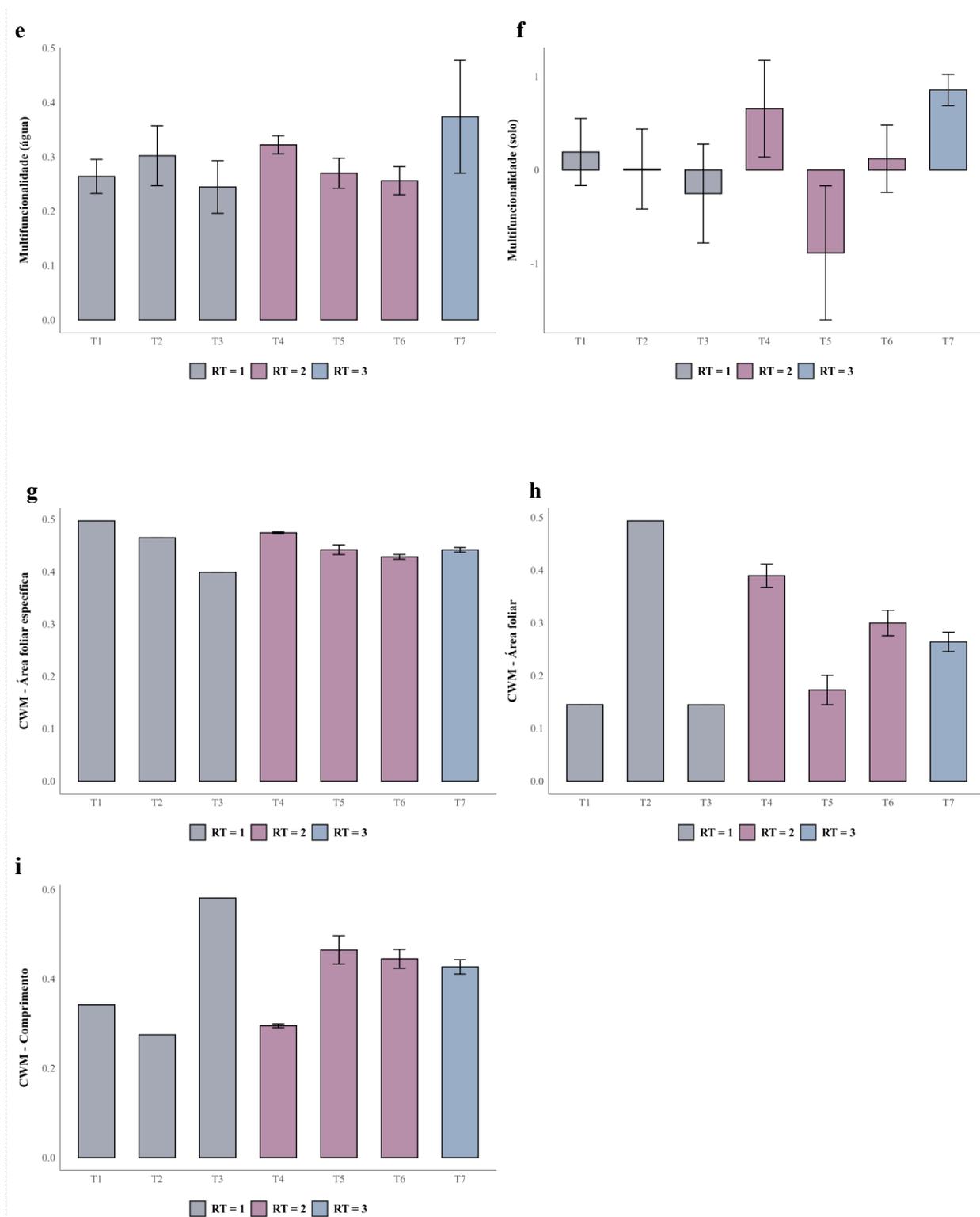
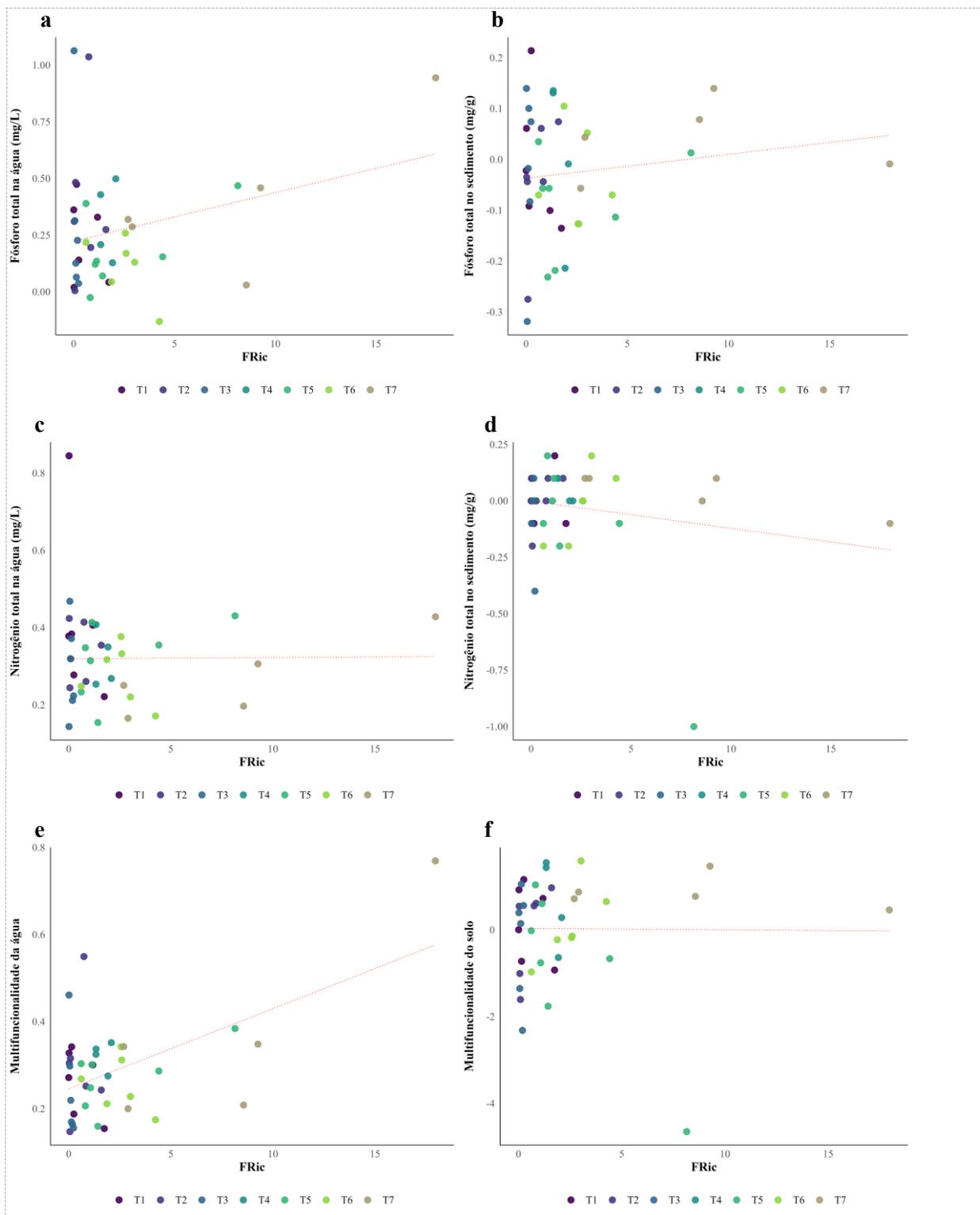


Figura S1 Relações entre a riqueza taxonômica (RTax) e variáveis resposta: (a) Nitrogênio na água; (b) Nitrogênio no sedimento; (c) Fósforo na água; (d) Fósforo no sedimento; (e) Índice de multifuncionalidade da água; (f) Índice de

multifuncionalidade do solo; (g) Área foliar específica - CWM; (h) Área foliar - CWM; (i) Comprimento - CWM. Nenhuma das relações foi significativas ($p > 0.05$).



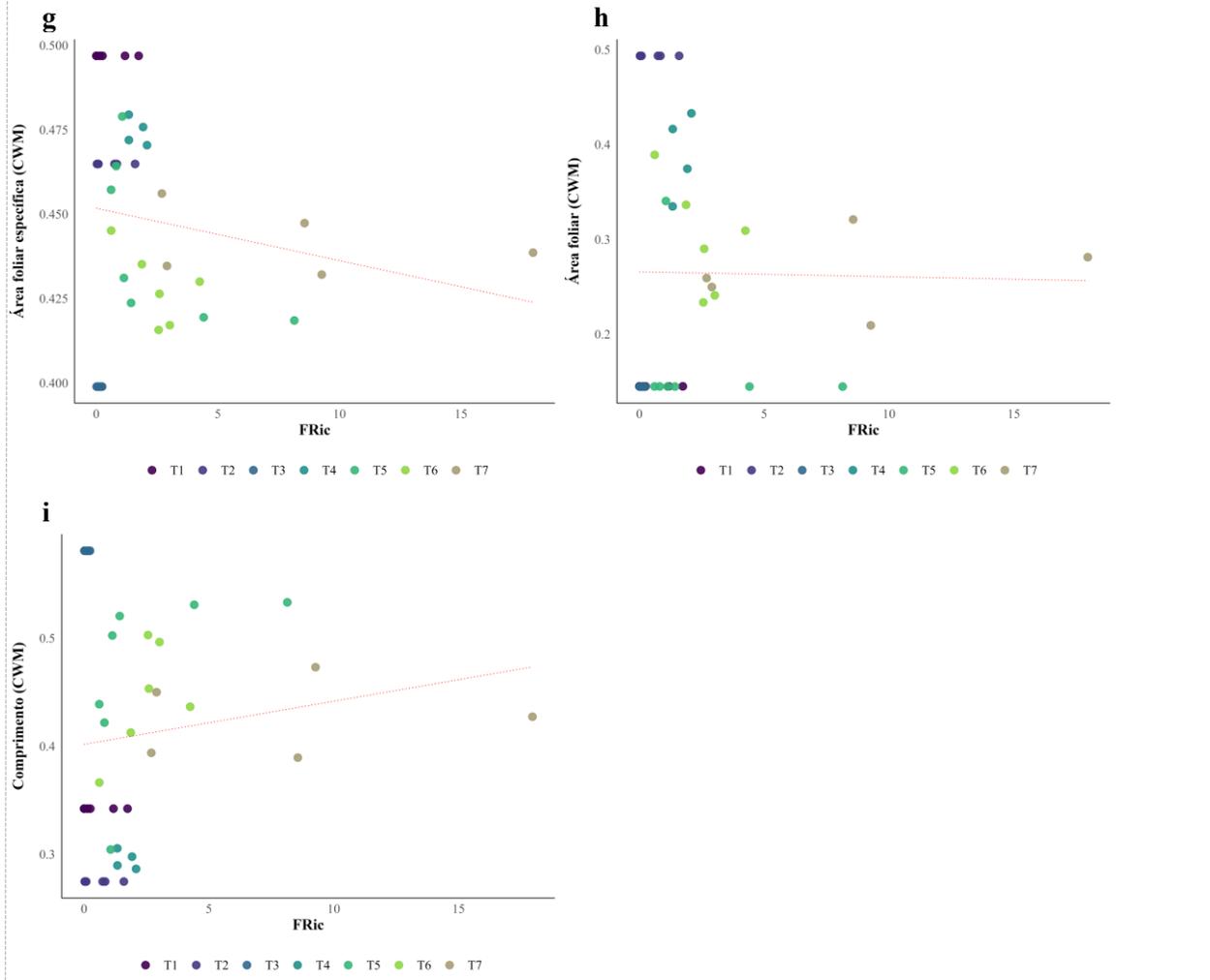
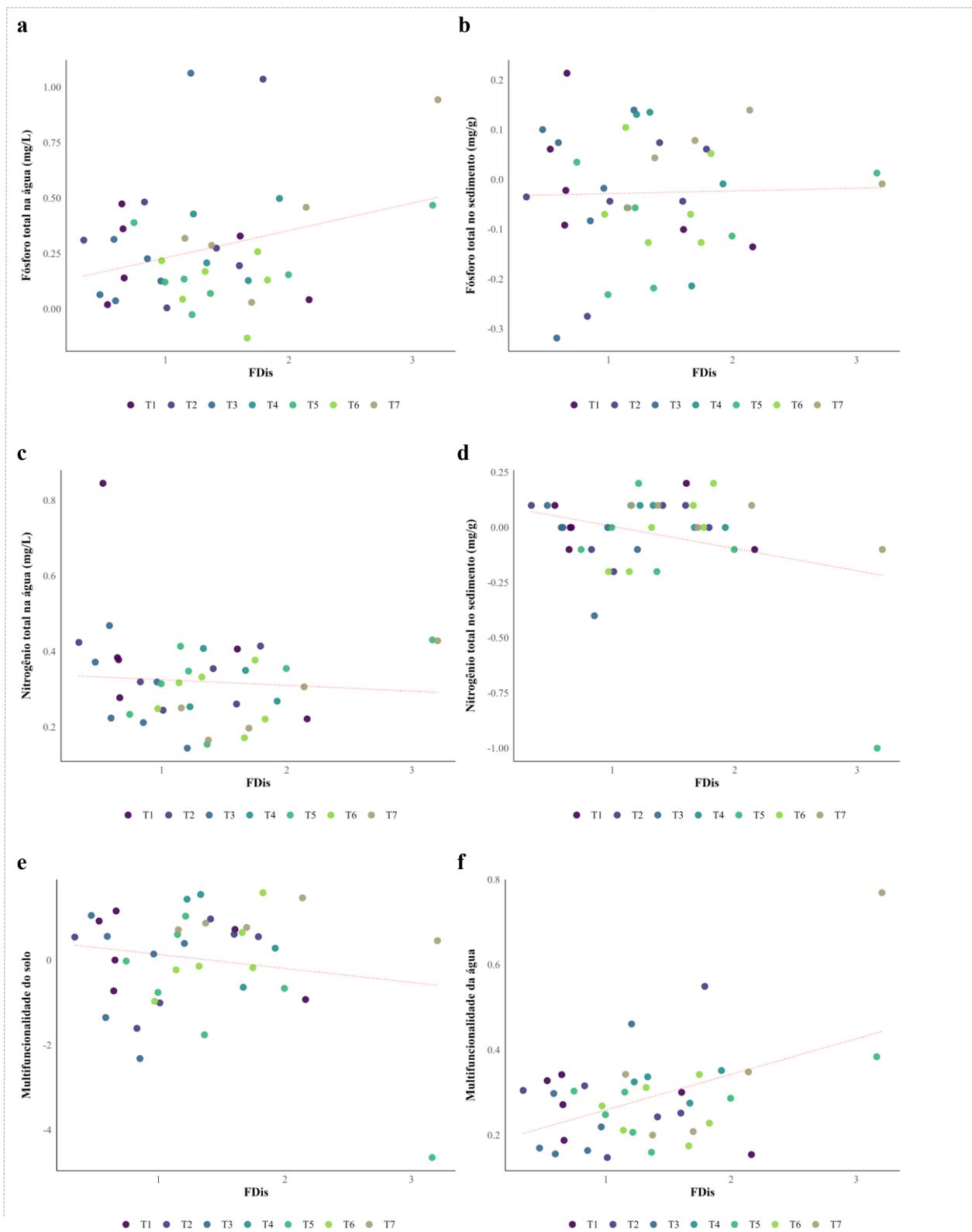


Figura S2 - Relações entre a riqueza funcional (FRic) e variáveis resposta: (a) Nitrogênio na água; (b) Nitrogênio no sedimento; (c) Fósforo na água; (d) Fósforo no sedimento; (e) Índice de multifuncionalidade da água; (f) Índice de multifuncionalidade do solo; (g) Área foliar específica - CWM; (h) Área foliar - CWM; (i) Comprimento - CWM. Nenhuma das relações foi significativa. ($p > 0.05$).



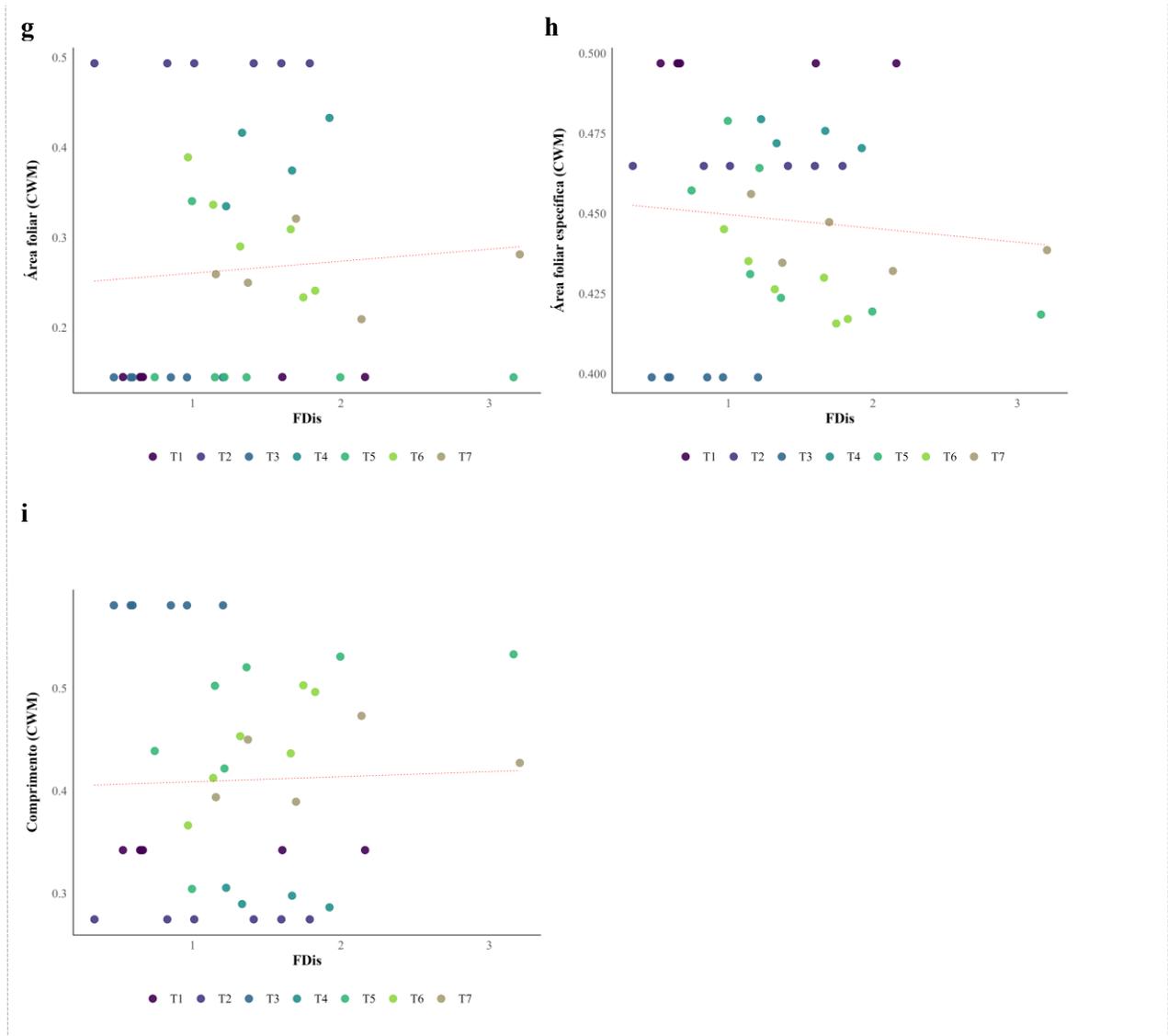


Figura S3 - Relações entre a distância funcional (FDis) e variáveis resposta: (a) Nitrogênio na água; (b) Nitrogênio no sedimento; (c) Fósforo na água; (d) Fósforo no sedimento; (e) Índice de multifuncionalidade da água; (f) Índice de multifuncionalidade do solo; (g) Área foliar específica - CWM; (h) Área foliar - CWM; (i) Comprimento - CWM. Nenhuma das relações foi significativa ($p > 0.05$).

CAPÍTULO II

MODULAÇÃO MORFOLÓGICA DE UMA ESPÉCIE OPORTUNISTA POR UMA GRAMÍNEA NATIVA

Resumo

Espécies vegetais oportunistas, como *Commelina diffusa*, podem se beneficiar de ambientes úmidos e eutrofizados, apresentando elevada plasticidade morfológica e dominância funcional em sistemas produtivos. Neste capítulo, investigamos se a presença da gramínea nativa *Leersia hexandra* é capaz de modular o crescimento e a arquitetura funcional de *C. diffusa* em ambientes úmidos. Conduzimos um experimento em mesocosmos sob condições controladas, comparando o crescimento da daninha em monocultivo e em consórcio com *L. hexandra*. Foram avaliadas treze variáveis morfológicas e funcionais da *C. diffusa*, incluindo biomassa, comprimento, área foliar e cobertura aérea. Os resultados mostraram que a presença da gramínea não reduziu a biomassa total da daninha, mas provocou mudanças significativas em sua cobertura aérea e amplitude radicular, indicando uma resposta plástica exploratória sem ganho funcional evidente. Esses ajustes sugerem que *L. hexandra* atua como uma espécie reguladora funcional, interferindo na dominância morfológica de *C. diffusa* sem promover competição direta. O estudo reforça o potencial de gramíneas nativas como filtros vivos para o manejo agroecológico de plantas oportunistas em ambientes úmidos e transicionais, apontando a importância de estratégias que utilizem a modulação funcional como alternativa à supressão química.

Palavras-chave: *Commelina diffusa*, *Leersia hexandra*, plasticidade morfológica, regulação funcional, plantas daninhas.

1. Introdução

Ambientes úmidos e eutrofizados estão entre os mais vulneráveis à colonização por plantas oportunistas e invasoras, devido à alta disponibilidade de recursos e à relativa ausência de competição efetiva nos nichos (HUSTON, 1979; DAVIS et al., 2000). Em sistemas naturais ou agrícolas com solos encharcados, a rápida ocupação do espaço por espécies vegetais agressivas é um processo frequentemente impulsionado por distúrbios físicos ou excesso de nutrientes (HUSTON, 1979; DAVIS et al., 2000). O resultado é a rápida substituição de comunidades nativas por espécies com alta capacidade de crescimento vegetativo, o que compromete processos ecológicos como a ciclagem de nutrientes, o recrutamento de espécies locais e a estabilidade da vegetação (EHRENFELD, 2003; D'ANTONIO & MEYERSON, 2002; GAERTNER et al., 2014).

Além disso, essas espécies tendem a alterar os ambientes que ocupam, criando condições que permitem sua dominância mesmo após tentativas de manejo (CORBIN & D'ANTONIO, 2012; FLORY & CLAY, 2009). Nesses cenários, a simples remoção da espécie invasora nem sempre resulta na recuperação do funcionamento do sistema, já que as condições que favoreceram sua instalação permanecem inalteradas (PEARSON & ORTEGA, 2009). Mais do que eliminar a planta alvo, o manejo precisa considerar os mecanismos que sustentam sua vantagem ecológica incluindo características que favorecem sua expansão, persistência e resistência à exclusão (KETTENRING & ADAMS, 2011; FUNK et al., 2017).

A plasticidade fenotípica é um dos principais mecanismos que permitem a espécies oportunistas expandirem sua distribuição em ambientes com alta disponibilidade de recursos e baixa pressão de seleção (BRADSHAW, 1965; SULTAN, 2000; VALLADARES et al., 2007). Embora possa ser adaptativa, favorecendo o desempenho em diferentes condições, nem sempre resulta em vantagem competitiva real (WEINER, 2004). A forma como os traços funcionais são expressos diante a interações bióticas, especialmente a competição, é determinante para o sucesso ecológico das espécies (LAVOREL & GARNIER, 2002). Invasoras, por exemplo, tendem a apresentar elevada plasticidade em atributos gerais de desempenho, como biomassa total, mas não necessariamente em traços ligados à competição, como alongamento de caule (BURNS & STRAUSS, 2011; ZÜST & AGRAWAL, 2017), o que reforça que nem toda resposta plástica implica maior competitividade.

Segundo o modelo CSR de caracterização de estratégia de vida das espécies (GRIME, 1977), espécies ruderais se destacam em ambientes instáveis, com alta fertilidade e baixa competição, favorecendo traços que maximizam crescimento rápido, rebrota e propagação clonal. Essas características são comuns em plantas oportunistas de áreas úmidas tropicais e subtropicais, como muitas espécies da família Commelinaceae (FADEN, 2000). A família inclui espécies conhecidamente problemáticas em ambientes tropicais, como *C. benghalensis* e *Tradescantia fluminensis*, ambas de difícil manejo por sua alta capacidade de regeneração vegetativa. Características semelhantes são observadas em *C. diffusa*, espécie nativa do Brasil com comportamento invasivo em ambientes antropizados, como margens de cultivo, solos úmidos expostos e ecossistemas eutrofizados (LORENZI, 2008; ISAAC et al., 2012). É uma espécie herbácea rasteira, amplamente distribuída em áreas úmidas tropicais e subtropicais, conhecida por sua capacidade de rebrota a partir de nós e por sua dominância lateral, características que a tornam uma daninha persistente em lavouras, bordaduras e sistemas produtivos com solo exposto (KISSMAN, 1997; ISAAC et al., 2012; GOMES et al., 2017). Já *Leersia hexandra*, por sua vez, é uma gramínea nativa adaptada a ambientes encharcados, com padrão de crescimento denso e potencial para atuar como reguladora funcional em zonas úmidas e de transição agrícola (POTT & POTT, 2000; MEDINA & MOTTA, 1990).

No contexto agroecológico, espécies funcionalmente estratégicas podem atuar como ferramentas de manejo ao interferirem no crescimento de plantas daninhas pela ocupação antecipada de nichos (ALTIERI, 1995). Essas interações não eliminam diretamente as oportunistas, mas modulam sua expressão funcional por competição indireta e interferência morfológica (WEINER, 2017; CALLAWAY et al., 2004). Práticas agroecológicas que buscam alternativas sustentáveis ao uso de herbicidas têm incorporado essas dinâmicas ecológicas, utilizando espécies com potencial funcional para interferir no estabelecimento de plantas daninhas. (WEINER et al., 2010). Por exemplo, o uso de “filtros vivos”, plantas com morfologia densa e estrutura radicular eficiente, já é empregado em diversas culturas, como o capim-vetiver (*Chrysopogon zizanioides*) e algumas espécies de *Brachiaria*, utilizadas em bordaduras ou entrelinhas para reduzir a colonização de daninhas por ocupação prévia do solo (GONLÇALVES et al., 2021; TIMOSSI et al., 2007; THE VETIVER NETWORK INTERNATIONAL, 2010). Esses sistemas funcionam não por supressão química, mas por preenchimento espacial e interferência funcional, conceito que também se aplica a gramíneas nativas adaptadas a ambientes úmidos.

Leersia hexandra, gramínea nativa comum em áreas de várzea e zonas úmidas, apresenta características morfológicas e ecológicas que a tornam potencialmente útil como reguladora funcional: hábito cespitoso, crescimento denso, sistema radicular superficial e tolerância à saturação hídrica. Sua presença pode representar um tipo de “barreira funcional” contra o avanço de espécies como *Commelina diffusa*, ao modular sua arquitetura de crescimento e reduzir sua dominância funcional.

Nesse sentido, avaliamos se a presença de uma espécie nativa, *Leersia hexandra*, modula a arquitetura e a alocação morfológica de *Commelina diffusa* em ambiente úmido. A partir dessa interação, buscamos explorar o potencial da gramínea nativa como reguladora funcional, considerando implicações para o manejo agroecológico de plantas oportunistas em sistemas produtivos com alta disponibilidade de recursos.

2. Metodologia

2.1. Delineamento experimental

O experimento foi conduzido em estufa no campus da Universidade Estadual de Maringá, no estado do Paraná, Brasil, com o objetivo de avaliar alterações morfológicas e funcionais de *Commelina diffusa* quando cultivada isoladamente e em consórcio com a espécie nativa *Leersia hexandra*.

Foram utilizadas bandejas plásticas ($66 \times 43,5 \times 19,5$ cm) como unidades amostrais, as quais foram preenchidos com sedimento. Foram considerados apenas dois tratamentos: o monocultivo de *Commelina diffusa* e o cultivo consorciado de *C. diffusa* com *Leersia hexandra*. Cada tratamento foi replicado seis vezes, totalizando doze unidades amostrais analisadas neste capítulo.

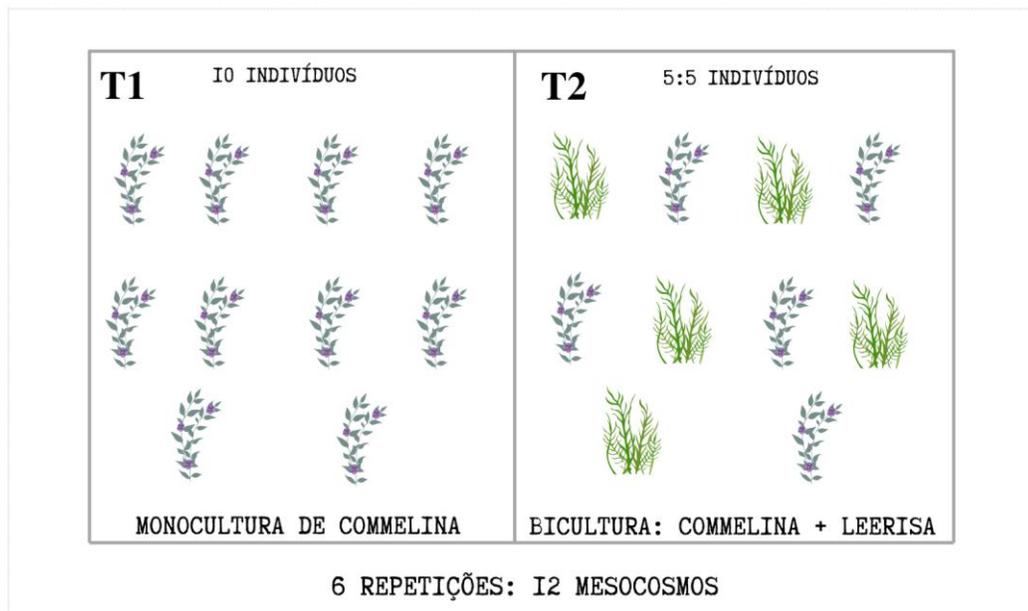


Figura 1 - Delineamento experimental utilizado neste capítulo, com dois tratamentos envolvendo *Commelina diffusa*: T1 (monocultura com 10 indivíduos) e T2 (bicultura com *C. diffusa* e *Leersia hexandra*, em proporção 5:5). Cada tratamento foi conduzido em seis repetições independentes, totalizando 12 mesocosmos.

2.2. *Procedimentos específicos*

As plantas foram coletadas em uma lagoa próxima ao campus e transportadas em sacos plásticos até a estufa, onde foram limpas manualmente para a remoção de sedimentos. O experimento teve início em 4 de março de 2023 e permaneceu em andamento por 169 dias, sendo encerrado no dia 20 de agosto de 2023. O solo utilizado no plantio foi padronizado para todos os tratamentos, composto por uma mistura de areia, terra vermelha e sedimento original do local de coleta das macrófitas, na proporção de 1:2:1. Para evitar limitação nutricional e garantir condições iniciais homogêneas entre os tratamentos, foi adicionada a cada unidade experimental uma solução com 2 mg L^{-1} de nitrogênio total (TN) e $0,63 \text{ mg L}^{-1}$ de fósforo total (TP), dissolvidos em água.

Foi realizado o plantio de propágulos com tamanho e peso padronizados. Durante o experimento, as condições de luz e temperatura foram controladas naturalmente na estufa, e não houve adição posterior de nutrientes. O experimento foi finalizado após 169 dias, quando *Commelina diffusa* entrou em floração e *Leersia hexandra* atingiu altura compatível com a observada em seu habitat natural. A interrupção foi antecipada para evitar a morte de alguns indivíduos em algumas unidades. Ao término do experimento, as plantas foram cuidadosamente removidas dos mesocosmos e separadas por espécie para as análises morfológicas.

2.3. *Traços morfológicos e funcionais*

Ao final do experimento, foram analisadas treze variáveis morfológicas e funcionais de *Commelina diffusa*. Para cada bandeja, foram selecionados três indivíduos da espécie (um de menor comprimento, um de comprimento intermediário e um de maior comprimento), totalizando 36 indivíduos analisados ($n = 18$ por tratamento). A seleção visou representar a variação intraespecífica presente em cada unidade experimental.

As variáveis avaliadas incluíram: (1) biomassa seca total, (2) radicular e (3) aérea; (4) amplitude da biomassa total, (5) radicular e (6) aérea; (7) comprimento total; (8) amplitude do comprimento total; (9) área foliar e (10) amplitude da área foliar; (11) área foliar específica; (12) amplitude da área foliar específica, e cobertura vegetal (13). A escolha das métricas, se dá por refletirem diferentes dimensões do desempenho e da resposta plástica de *C. diffusa* à coexistência.

A biomassa total, bem como suas porções aérea e radicular, indicam a alocação geral de recursos e a performance da planta. As amplitudes de biomassa, comprimento, área foliar e AFE representam a variação intraespecífica dentro de cada mesocosmo, potencialmente associada à plasticidade morfológica. O comprimento total e a área foliar foram considerados como indicadores de vigor e capacidade fotossintética, enquanto a área foliar específica (AFE) expressa estratégias de aquisição de recursos. A cobertura aérea foi utilizada como proxy de dominância espacial.

As variáveis selecionadas representam atributos morfológicos e funcionais comumente associados a estratégias de crescimento, competição e plasticidade em plantas de ambientes úmidos (SULTAN, 2000; VALLADARES et al., 2007). As medidas de biomassa e comprimento total refletem o desempenho geral da planta, enquanto as variáveis de amplitude foram incluídas para captar a variação intraespecífica expressa sob diferentes condições de coexistência (WEINER, 2004). A área foliar e sua razão com a biomassa (AFE) são amplamente utilizadas como indicadores da estratégia de aquisição de recursos (GARNIER et al., 2001), e a cobertura aérea foi adotada como proxy de dominância espacial (JONASSON, 1988). Assim, o conjunto de variáveis foi escolhido para integrar respostas associadas tanto ao crescimento absoluto quanto à modulação morfológica frente à presença de uma vizinha nativa com hábito denso.

A biomassa seca total foi obtida pela secagem das partes aéreas e radiculares a 60 °C por 72 horas. Estas foram medidas separadamente para a parte aérea e o sistema radicular de cada indivíduo. A biomassa seca média correspondeu à média das três plantas coletadas em cada mesocosmo. A amplitude da biomassa foi calculada como a diferença entre o maior e o menor valor de biomassa entre os três indivíduos de cada mesocosmo. Esse mesmo procedimento foi utilizado para calcular a amplitude do comprimento, da área foliar e da área foliar específica, sempre com base na diferença entre o maior e o menor valor registrado dentre os três indivíduos analisados.

A área foliar foi estimada no software ImageJ, a partir da digitalização de três folhas por indivíduo. A área foliar específica foi calculada pela razão entre a área foliar e a massa seca da folha. A cobertura aérea foi estimada por meio de fotografias zenitais padronizadas dos mesocosmos, processadas no ImageJ com base na proporção de pixels ocupados por biomassa vegetal (JONASSON, 1988). Para padronização, os valores de cobertura foram divididos por cinco nos tratamentos com consórcio e por dez nas monoculturas, conforme o número de indivíduos de *C. diffusa* por mesocosmo.

2.4. *Análise de dados*

Para avaliar diferenças morfológicas e funcionais de *C. diffusa* entre os tratamentos de monocultivo e consórcio com *L. hexandra*, foram aplicados testes t para amostras independentes. As análises foram conduzidas no software R (R CORE TEAM, 2024), utilizando a função `t.test()`. A normalidade dos dados foi verificada por inspeção visual dos resíduos e pelo teste de Shapiro-Wilk.

Para as variáveis que não apresentaram distribuição normal, foi aplicado o teste de Mann-Whitney `wilcox.test()`. Com isso, foi possível identificar quais características responderam significativamente à presença de *L. hexandra*, considerando a robustez estatística apropriada a cada caso.

3. Resultados

Dentre as treze variáveis morfológicas analisadas, duas apresentaram diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos. A cobertura aérea de *C. diffusa* foi maior na presença de *L. hexandra* (teste t, $p = 0,02$) (Figura 1), sugerindo uma estratégia de expansão lateral em resposta à coexistência. Da mesma forma, a amplitude do sistema radicular também foi maior nesse tratamento (teste de Wilcoxon, $p = 0,02$). As demais variáveis avaliadas não apresentaram diferenças estatisticamente significativas entre os tratamentos ($p > 0,05$) (Tabela 1).

Tabela 1 - Resultados dos testes estatísticos comparando as variáveis morfológicas e funcionais de *Commelina diffusa* entre os tratamentos de monocultivo e consórcio com *Leersia hexandra*. Foram aplicados testes t ou de Wilcoxon, conforme os pressupostos de normalidade. Valores de p em negrito, indicam diferenças significativas.

Métricas avaliadas	Método	Estatística	p-valor
média da biomassa	Mann-Whitney	$U = 20$	0,8182
amplitude da biomassa	t-test	$t = 0,27$	0,7896
biomassa aérea média	t-test	$t = 1,13$	0,2827
amplitude da biomassa aérea	t-test	$t = 0,56$	0,5866
biomassa radicular média	t-test	$t = 1,66$	0,1259
amplitude da biomassa radicular	t-test	$t = 2,60$	0,0263
área foliar média	Mann-Whitney	$U = 14$	0,5887
amplitude da área foliar	Mann-Whitney	$U = 29$	0,0931
área foliar específica média	t-test	$t = -1,17$	0,269
amplitude da área foliar específica	t-test	$t = -0,37$	0,7149
comprimento médio do caule	t-test	$t = -1,70$	0,1192
amplitude do comprimento do caule	t-test	$t = -0,11$	0,9094
cobertura aérea	t-test	$t = 2,96$	0,0264

t e U representam as estatísticas dos testes t de Student e Mann-Whitney, respectivamente

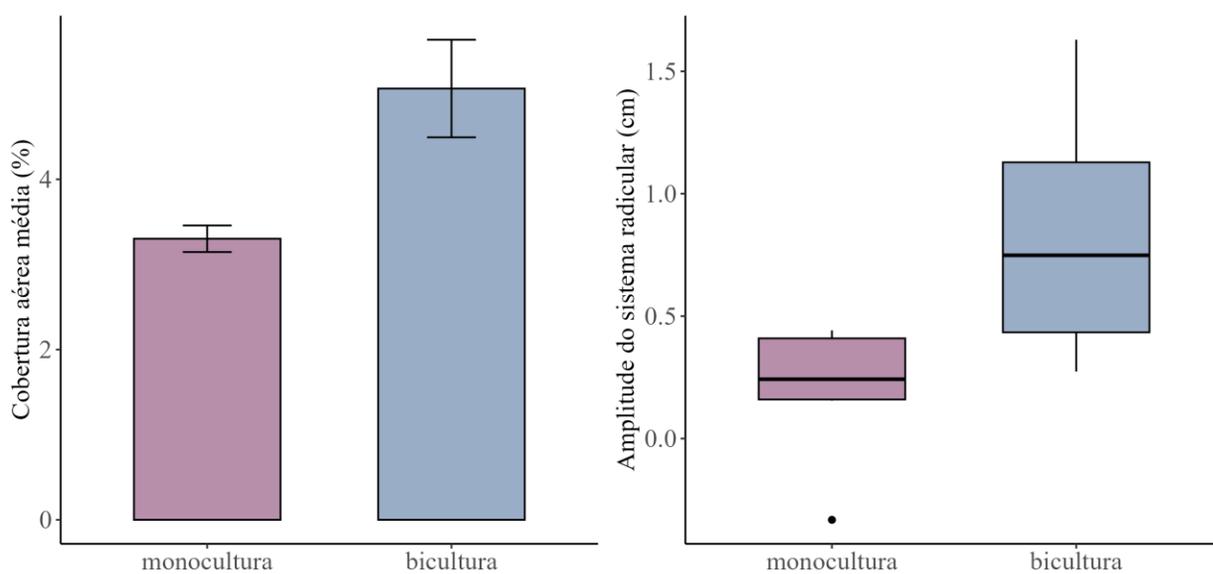


Figura 2. Cobertura aérea (média \pm erro padrão) e amplitude do sistema radicular de *Commelina diffusa* quando plantada sozinha (monocultura) e na presença de *Leersia hexandra* (bicultura). Ambas variáveis diferiram entre os tratamentos ($p < 0,05$)

4. Discussão

A presença de *Leersia hexandra* resultou em mudanças significativas na cobertura aérea e na amplitude radicular de *Commelina diffusa*, sugerindo uma modulação morfológica frente à coexistência. A maior cobertura observada no consórcio pode indicar uma estratégia de expansão lateral, possivelmente para manter o espaço ocupado diante da presença da gramínea. Ao mesmo tempo, o aumento da amplitude radicular aponta para uma reorganização espacial das raízes, em busca de zonas do solo não ocupadas por *Leersia*. A ausência de aumento na biomassa reforça que essa resposta plástica não conferiu vantagem competitiva.

Essa resposta plástica reforça a ideia de que, em contextos de coexistência, *C. diffusa* apresenta uma plasticidade morfológica exploratória, ajustando sua arquitetura para tentar manter-se presente no ambiente, mesmo diante da limitação imposta pela gramínea vizinha (LAMB & CAHILL, 2008; CURT et al., 2005). Essa reconfiguração estrutural, no entanto, não resultou em retorno funcional em termos de biomassa, o que caracteriza uma resposta não-adaptativa e limitante em contextos competitivos (CHMURA et al., 2017; CURT et al., 2005). A biomassa não ter tido um aumento significativo indica que essa resposta não conferiu vantagem competitiva efetiva. Esse padrão é característico da contenção funcional, em que ajustes morfológicos são induzidos pela presença de um vizinho denso, como *Leersia hexandra*, forçando a espécie oportunista a reorganizar seu crescimento, sem excluí-la do ambiente. (ZÜST & AGRAWAL, 2017).

Respostas similares já foram descritas em estudos utilizando plantas invasoras, onde houve a alocação de biomassa, sem haver desempenho ou dominância maior (FRESCHET et al., 2015), ou que apresentaram modificação no crescimento radicular frente à presença de vizinhos, mas sem vantagens funcionais claras (LAMB & CAHILL, 2008). Esses achados indicam que a interferência observada não resulta de competição direta por nutrientes ou luz, mas de uma limitação espacial estrutural, reforçando a atuação reguladora sem exclusão da espécie oportunista. *Leersia hexandra*, nesse contexto, atuou como uma espécie reguladora, não por excluir a *Commelina*, mas por forçá-la a alterar seu padrão de crescimento. Essa ação pode estar associada ao hábito cespitoso compacto da gramínea, que preenche precocemente o espaço superficial do solo, dificultando a expansão clonal da espécie oportunista e impondo uma reorganização espacial, conforme já documentado por alguns autores (CALLAWAY et al., 2004; COUTERON et al., 2014).

Esse tipo de ajuste pode ser explorado como critério em propostas de manejo, especialmente em zonas de transição entre ambientes naturais e produtivos, onde o controle de espécies agressivas é um desafio constante. Essa forma de interferência está alinhada com práticas agroecológicas que substituem o controle químico por regulação ecológica, apostando no uso de plantas nativas para modificar a dinâmica de espécies oportunistas (ALTIERI, 1995; WEINER et al., 2010). O uso de gramíneas como *Brachiaria brizantha* já demonstrou eficiência na redução da emergência de daninhas por competição por espaço e luz, sem necessidade de herbicidas (TIMOSSO et al., 2007). De forma semelhante, o capim-vetiver (*Chrysopogon zizanioides*) vem sendo utilizado como barreira física em diferentes contextos, com efeitos positivos sobre a limitação da colonização por oportunistas (THE VETIVER NETWORK INTERNATIONAL, 2010). Outras espécies de cobertura, como sorgo e milho, também apresentaram eficácia em ambientes úmidos, sobretudo pela formação de palhada que age como barreira física ao estabelecimento de plantas daninhas (CARVALHO et al., 2021; BORGES et al., 2014).

Como limitação, é importante considerar que o experimento foi realizado em condições controladas, o que pode restringir a aplicação direta dos resultados em campo. Também seria relevante avaliar como essas interações se comportam em diferentes fases de crescimento ou em ciclos sucessivos. Além disso, vale destacar que a resposta foi observada apenas para *C. diffusa*, sendo necessária a inclusão de outras espécies oportunistas em estudos futuros para avaliar a generalidade do efeito regulador de gramíneas nativas com diferentes perfis funcionais em ambientes úmidos.

5. Conclusão

A presença de espécies nativas pode interferir no crescimento de plantas oportunistas por meio da modulação morfológica, mesmo sem redução direta da biomassa. *Leersia hexandra* alterou a arquitetura de *Commelina diffusa*, levando a ajustes plásticos que indicam um potencial de regulação funcional. Esses resultados reforçam a viabilidade de estratégias de manejo baseadas na interferência ecológica, utilizando espécies nativas para conter a dominância funcional de oportunistas em ambientes úmidos sujeitos à degradação.

6. Referências

- ALTIERI, M. A. *Agroecology: The Science of Sustainable Agriculture*. 2. ed. Boulder: **Westview Press**, 1995. 433 p.
- BORGES, W. L. B. et al. Supressão de plantas daninhas utilizando plantas de cobertura do solo. **Planta Daninha**, v. 32, n. 4, p. 755–763, dez. 2014.
- BRADSHAW, A. D. Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity in Plants. Em: In: CASKEY, J. E. (ed.). *Advances in genetics*. New York: Academic Press, 1965. v. 13, p. 115–155.
- BURNS, J. H.; STRAUSS, S. Y. More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 108, n. 13, p. 5302–5307, 29 mar. 2011.
- CALLAWAY, R. M. et al. Soil biota and exotic plant invasion. **Nature**, v. 427, n. 6976, p. 731–733, fev. 2004.
- CARVALHO, W. P. de; ABBADE NETO, D. de O.; TEIXEIRA, L. G. V. **Plantas de cobertura no controle de infestantes em sistema orgânico**. Planaltina, DF: [s.n.].
- CHMURA, D. J. et al. Plasticity in seedling morphology, biomass allocation and physiology among ten temperate tree species in response to shade is related to shade tolerance and not leaf habit. **Plant Biology**, v. 19, n. 2, p. 172–182, 5 mar. 2017.
- CORBIN, J. D.; D’ANTONIO, C. M. Gone but Not Forgotten? Invasive Plants’ Legacies on Community and Ecosystem Properties. **Invasive Plant Science and Management**, v. 5, n. 1, p. 117–124, 20 mar. 2012.
- COUTERON, P. et al. Plant clonal morphologies and spatial patterns as self-organized responses to resource-limited environments. **Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences**, v. 372, n. 2027, p. 20140102, 28 out. 2014.

CURT, T. et al. Plasticity in growth, biomass allocation and root morphology in beech seedlings as induced by irradiance and herbaceous competition. **Annals of Forest Science**, v. 62, n. 1, p. 51–60, jan. 2005.

D'ANTONIO, C.; MEYERSON, L. A. Exotic Plant Species as Problems and Solutions in Ecological Restoration: A Synthesis. **Restoration Ecology**, v. 10, n. 4, p. 703–713, 10 dez. 2002.

DAVIS, M. A.; GRIME, J. P.; THOMPSON, K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. **Journal of Ecology**, v. 88, n. 3, p. 528–534, 24 jun. 2000.

EHRENFELD, J. G. Effects of Exotic Plant Invasions on Soil Nutrient Cycling Processes. **Ecosystems**, v. 6, n. 6, p. 503–523, 1 out. 2003.

FLORY, S. L.; CLAY, K. Invasive plant removal method determines native plant community responses. **Journal of Applied Ecology**, v. 46, n. 2, p. 434–442, 3 abr. 2009.

FRESCHET, G. T.; SWART, E. M.; CORNELISSEN, J. H. C. Integrated plant phenotypic responses to contrasting above- and below-ground resources: key roles of specific leaf area and root mass fraction. **New Phytologist**, v. 206, n. 4, p. 1247–1260, 17 jun. 2015.

FUNK, J. L. et al. Revisiting the Holy rail: using plant functional traits to understand ecological processes. **Biological Reviews**, v. 92, n. 2, p. 1156–1173, 22 maio 2017.

GAERTNER, M. et al. Invasive plants as drivers of regime shifts: identifying high-priority invaders that alter feedback relationships. **Diversity and Distributions**, v. 20, n. 7, p. 733–744, 3 jul. 2014.

GOMES OLIVEIRA, L. S. et al. La competencia de la maleza (*Commelina diffusa* L.) puede afectar las características agronómicas y el contenido mineral de los granos de frijol. **Ciencia e investigación agraria**, v. 44, n. 2, p. 121–126, 30 ago. 2017.

GONÇALVES, T. C. ; S. R. G. DA; C. L. B. ; G. T. B. Effect of populations of vetiver grass plants (*Chrysopogon zizanioides* (L.)) on the biodiversity of native plants. **Revista Brasileira de Agropecuária Sustentável**, v. 11, p. 108–117, maio 2021.

GRIME, J. P. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. **The American Naturalist**, v. 111, n. 982, p. 1169–1194, nov. 1977.

HUSTON, M. A General Hypothesis of Species Diversity. **The American Naturalist**, v. 113, n. 1, p. 81–101, jan. 1979.

ISAAC, W.-A. P.; BRATHWAITE, R. A. I.; KHAN, A. *Commelina diffusa* Population Dynamics in Banana and Ruderal Habitats under Mechanical and Herbicide Management Regimes. **International Journal of Agronomy**, v. 2012, p. 1–7, 2012.

JONASSON, S. Evaluation of the Point Intercept Method for the Estimation of Plant Biomass. **Oikos**, v. 52, n. 1, p. 101, mar. 1988.

KESSLER, M. et al. Species richness–productivity relationships of tropical terrestrial ferns at regional and local scales. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 6, p. 1623–1633, nov. 2014.

KETTENRING, K. M.; ADAMS, C. R. Lessons learned from invasive plant control experiments: a systematic review and meta-analysis. **Journal of Applied Ecology**, v. 48, n. 4, p. 970–979, ago. 2011.

KISSMAN, K. G. **Plantas infestantes e nocivas**. São Paulo: Basf Brasileira, 1997.

LAMB, E. G.; CAHILL JR., J. F. When Competition Does Not Matter: Grassland Diversity and Community Composition. **The American Naturalist**, v. 171, n. 6, p. 777–787, jun. 2008.

LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. **Functional Ecology**, v. 16, n. 5, p. 545–556, 23 out. 2002.

LORENZI, H. **Plantas daninhas do Brasil: terrestres, aquáticas, parasitas, tóxicas e medicinais**. 4. ed. Nova Odessa: [s.n.].

PEARSON, D.; ORTEGA, Y. Managing invasive plants in natural areas: Moving beyond weed control. Em: **Weeds: Management, Economic Impacts and Biology**. [s.l: s.n.]. p. 1–21.

RAUL PUENTE; ROBERT B. FADEN. Commelinaceae Spiderwort Family. **Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science**, v. 33, p. 19–26, 2001.

SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. **Trends in Plant Science**, v. 5, n. 12, p. 537–542, dez. 2000.

TIMOSSI, P. C.; DURIGAN, J. C.; LEITE, G. J. Formação de palhada por braquiárias para adoção do sistema plantio direto. **Bragantia**, v. 66, n. 4, p. 617–622, 2007.

VALLADARES, F.; GIANOLI, E.; GÓMEZ, J. M. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. **New Phytologist**, v. 176, n. 4, p. 749–763, 8 dez. 2007.

Vetiver System Applications: Technical Reference Manual. . Placerville, CA: [s.n.].

WEINER, J. Allocation, plasticity and allometry in plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 6, n. 4, p. 207–215, jan. 2004.

WEINER, J. et al. Evolutionary Agroecology: the potential for cooperative, high density, weed-suppressing cereals. **Evolutionary Applications**, v. 3, n. 5–6, p. 473–479, 27 set. 2010.

WEINER, J. et al. Evolutionary agroecology: individual fitness and population yield in wheat (*Triticum aestivum*). **Ecology**, v. 98, n. 9, p. 2261–2266, 7 set. 2017.

ZÜST, T.; AGRAWAL, A. A. Trade-Offs Between Plant Growth and Defense Against Insect Herbivory: An Emerging Mechanistic Synthesis. **Annual Review of Plant Biology**, v. 68, n. 1, p. 513–534, 28 abr. 2017.