

UnB

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
FACULDADE UNB PLANALTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS

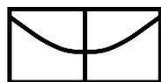
Jéssica Airisse Guimarães Sampaio

Invasão biológica em manguezais subtropicais: uma avaliação dos fatores que favorecem a invasão e efeitos sobre o estoque de C e N no sedimento e biomassa de plantas nativas

Orientador: Prof. Dr. Luiz Felipe Salemi

Brasília-DF

2019

**UnB**

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
FACULDADE UNB PLANALTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS

Jéssica Airisse Guimarães Sampaio

Invasão biológica em manguezais subtropicais: uma avaliação dos fatores que favorecem a invasão e efeitos sobre o estoque de C e N no sedimento e biomassa de plantas nativas

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais da Universidade de Brasília, para a obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais.

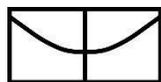
Orientador: Prof. Dr. Luiz Felipe Salemi

Linha de pesquisa: Manejo e conservação de recursos naturais

Área de concentração: Estrutura, dinâmica e conservação ambiental

Brasília-DF

2019



UnB

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
FACULDADE UNB PLANALTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS

Jéssica Airisse Guimarães Sampaio

Invasão biológica em manguezais subtropicais: uma avaliação dos fatores que favorecem a invasão e efeitos sobre o estoque de C e N no sedimento e biomassa de plantas nativas

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Luiz Felipe Salemi / PPG CA – UnB (Presidente/Orientador)

Prof. Dr. Cícero Célio de Figueiredo (FAV/UnB) (Membro Titular)

Prof. Dr. Helson Mario Martins do Vale (IB/UnB) (Membro Titular)

Prof. Dr. Ludgero Cardoso Galli Vieira / PPG CA e PPG ECL – UnB (Membro Suplente)

Ficha catalográfica elaborada automaticamente,
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- 5 Sampaio, Jéssica Airisse Guimarães
Invasão biológica em manguezais subtropicais: uma
avaliação dos fatores que favorecem a invasão e efeitos
sobre o estoque de C e N no sedimento e biomassa de plantas
nativas / Jéssica Airisse Guimarães Sampaio; orientador
Luiz Felipe Salemi. -- Brasília, 2019.
91 p.
- Dissertação (Mestrado - Mestrado em Ciências Ambientais)
- Universidade de Brasília, 2019.
1. espécies invasoras. 2. invasão de plantas. 3.
macrófitas aquáticas. 4. isótopos estáveis . 5. salinidade.
I. Salemi, Luiz Felipe, orient. II. Título.

Agradecimentos

Começo agradecendo a Deus, que colocou pessoas tão especiais na minha vida em mais essa etapa.

Agradeço aos professores Dr. Luiz Felipe Salemi e Dra. Gabriela Bielefeld Nardoto que acreditaram no meu potencial e depositaram sua confiança ao longo de todo estudo. Obrigada pela orientação, competência, profissionalismo e dedicação a minha formação e ao trabalho desde da concepção do estudo. Vocês foram muito além do que somente orientador e co-orientadora, mas, em alguns momentos, conselheiros, parceiros e amigos. Vocês são referências profissionais e pessoais para meu crescimento.

À amiga Dra. Carla Reis que desde o início foi a base, o suporte e a impulsão deste trabalho. Obrigada por estar tão presente em todo o processo mesmo estando distante fisicamente. Agradeço todo apoio, aprendizado, companheirismo, amizade, e por sempre buscar o aperfeiçoamento e por me conduzir a conhecer esse ecossistema tão incrível. Você também é uma grande referência para mim.

À profa Dra. Marília Cunha-Lignon, pelo suporte na campanha de campo, pelo acolhimento na visita técnica na UNESP em Registro e por todo apoio e aprendizado durante o meu mestrado. À Beatriz de Campos e Mariana Vasquez do grupo de monitoramento integrado de manguezais pelo auxílio no campo. Aos Profs. Dr. Levi Pompermayer Machado e Dr. Carlos Augusto Prata Gaona da UNESP Registro pelo auxílio para a secagem do material foliar na UNESP e no transporte do material coletado no retorno para Brasília. À Fernanda Piccolo, pelo apoio com a organização dos materiais de coleta antes da coleta e depois com o armazenamento das amostras na Unicamp.

À profa Dra. Mercedes Maria Cunha Bustamante que disponibilizou a estrutura de seu laboratório para realização de análises. Agradeço às técnicas de laboratório Regina Maria Sartori e Maria do Desterro Mendes e as alunas Rafaela Silveira e Helena Ipê por todo aprendizado e auxílio durante as análises.

Agradeço aos amigos do Laboratório de Relações Solo-Vegetação e do Environmental Isotope Studies – EIS que me ajudaram neste percurso, que compartilharam

o dia a dia e me ensinaram tanto, estando sempre ao meu lado para conversar e dar apoio. Obrigada pelo convívio incrível e amizade! Vocês foram essenciais em todos os momentos, sem exceções: André Costa, Carla Reis, Fábio Costa, Fábio Santos, Giovanna Gomes, Glauber das Neves, João Paulo Souza, Pedro Martins, Ray Alves, Tiago Kisaka, Vinícius Pompermaier e Vinícius Vasconcelos.

Agradeço aos amigos Leonardo Fernandes, Ana Caroline Alcântara, Gleicon Queiroz, Thallia Santana e Johnny Rodrigues do Laboratório Núcleo de Estudos e Pesquisas Ambientais e Limnológicas - NEPAL por todo apoio e amizade e pelas trocas de experiências tão ricas sobre os trabalhos de cada um.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais (PPG CA) pelo aperfeiçoamento profissional.

Ao João Paulo Sena pela confecção dos mapas dos capítulos da dissertação. Ao Alex Rosa pelo auxílio no processamento das amostras foliares. Ao Prof. Dr. Marcos Bornschein, da UNESP pela identificação das macrófitas aquáticas.

Agradeço às amigas Giovanna Gomes e Ana Caroline Alcântara e ao amigo Gleicon Queiroz, com quem compartilhei apreensões, conquistas, disciplinas e muito trabalho no laboratório durante essa caminhada. Obrigada pelo companheirismo e principalmente, pela amizade construída ao longo desses anos de trabalho.

Aos amigos Leonardo Fernandes, Tiago Kisaka, André Costa, Fábio Santos e Ray Alves pela amizade e por sempre estarem dispostos a discutir sobre as análises estatística e sobre o trabalho.

Sou muita grata também aos amigos Fernando Ramos, Letícia Ramos, Stephanie Freitas, Alina Guimarães e Gleicon Queiroz pelo apoio no processamento das amostras, vocês fizeram sentido a frase “quem tem amigos tem tudo”!

Aos meus pais, Martha e Gessé, meu irmão Vítor Augusto e meu avô Moacyr, pela compreensão ao serem privados em muitos momentos da minha companhia e atenção e pelo apoio e amor incondicionais, me estimulando em todos os momentos. Obrigada por desejarem sempre o melhor para mim, pelo esforço que fizeram para que eu pudesse chegar até aqui.

Ao meu companheiro Fernando Ramos de Oliveira por todo amor, carinho, compreensão e apoio em tantos momentos. Sempre ao meu lado, me motivando e me fazendo acreditar que posso mais que imagino. Agradeço também a minha segunda família, Sônia de Oliveira, João Luiz e André de Oliveira pelo incentivo, amor e suporte de sempre.

Aos membros da banca examinadora, Prof. Dr. Cícero Célio de Figueiredo, Prof. Dr. Helson Mario Martins do Vale e Prof. Dr. Ludgero Cardoso Galli Vieira, que tão gentilmente aceitaram participar da banca e colaborar com esta dissertação.

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, Instituto Florestal do Estado de São Paulo e Parque Estadual da Ilha do Cardoso, pela concessão das autorizações de coleta.

À CAPES pela bolsa de estudos concedida (código de financiamento - 001). À Fundação de Apoio à Pesquisa do DF (FAP-DF) pelo recurso financeiro para visita técnica de Monitoramento Integrado de Manguezais na UNESP (número do processo - 0193.000344 / 2017), que viabilizou as coletas de campo e a participação no I Workshop em Monitoramento Integrado de Manguezais em Cananéia em julho de 2017. À Profa. Dra. Marília Cunha-Lignon que apoiou financeiramente as coletas de campo dos capítulos do presente estudo através de recursos concedidos pela Fundação O Grupo Boticário (Processo BL0006 2012_1) e CNPq Edital Universal (Processo 445418/2014-1).

Meus sinceros agradecimentos!

"Dizem que antes de um rio entrar no mar, ele treme de medo. Olha para trás, para toda jornada que percorreu, para os cumes, as montanhas, para o longo caminho sinuoso que trilhou através de florestas e povoados, e vê à sua frente um oceano tão vasto, que entrar nele nada mais é do que desaparecer para sempre. Mas não há outra maneira. O rio não pode voltar. Ninguém pode voltar. Voltar é impossível na existência. O rio precisa se arriscar e entrar no oceano. Somente ao entrar no oceano o medo irá desaparecer, porque apenas então o rio saberá que não se trata de desaparecer no oceano, mas de tornar-se oceano."

(Khalil Gilbran)

Para meu avô Moacyr Arantes e minha mãe Martha Guimarães Arantes Sampaio, exemplos de vida que me apoiaram e estiveram ao meu lado me dando forças para sempre seguir o curso ao oceano mesmo nas situações mais adversas.

SAMPAIO, J A G. **Invasão biológica em manguezais subtropicais: uma avaliação dos fatores que favorecem a invasão e efeitos sobre o estoque de C e N no sedimento e biomassa de plantas nativas.** 2019. 91 p. Dissertação de mestrado. Faculdade UnB Planaltina, Universidade de Brasília, Brasília, 2019.

Resumo

Escopo, objetivos e material e métodos

Os manguezais são a única formação florestal que ocorre na interface entre sistemas terrestre, de água doce e marinho, desempenhando um papel crucial para a biogeoquímica do C e N. Apesar de sua relevância, os manguezais estão sob pressão por diferentes vetores antrópicos, entre eles a invasão biológica. Contudo, comparado a outros vetores de impacto, a invasão de plantas em manguezais tem recebido pouca atenção, especialmente com relação aos fatores ambientais que a favorecem e os atributos das plantas que os invadem. Além disso, a invasão biológica de plantas pode impactar a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas, tendo potencial de alterar a dinâmica de matéria orgânica no sedimento em sistemas de manguezal. Contudo, ainda não há um consenso sobre a influência (a direção e a magnitude) da invasão de plantas nos estoques de carbono e nitrogênio em ecossistemas de manguezal. Para contribuir com o preenchimento dessas lacunas foram conduzidos dois estudos onde investigamos (i) os fatores que favorecem a invasão de plantas em manguezais (ii) os atributos foliares funcionais das plantas invasoras e (iii) os efeitos no estoque de C e N no sedimento e na estrutura da vegetação nativa nas áreas invadidas. Para tanto foram testadas as hipóteses: (i) áreas de manguezal invadidas exibem contribuição de fonte C₄ na matéria orgânica do sedimento, (ii) áreas de manguezais invadidas exibem menor estoque de C e N no sedimento comparado às áreas não invadidas, (iii) áreas de manguezal invadidas exibem menor biomassa acima do solo em relação às áreas de manguezal não invadidas. No primeiro estudo, foram selecionadas 18 parcelas em florestas de mangue sob diferentes níveis de insumos antropogênicos de N, invadidas por macrófitas aquáticas e não invadidas, no Complexo Estuarino-Lagunar (CEL) de Cananéia-Iguape, litoral sul de São Paulo. No segundo estudo, foram selecionadas 8 parcelas inseridas de manguezal de franja, invadidas e não invadidas por macrófitas aquáticas, no setor norte CEL de Cananéia-Iguape. Em cada parcela, medimos a salinidade intersticial, concentrações de nitrogênio, propriedades físico-químicas e estoques de C e N no sedimento. Medimos também as concentrações de C e N, a razão C:N, $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ no sistema sedimento-planta-serapilheira. Com relação a estrutura da vegetação, mensuramos em cada parcela DAP, altura, área basal de troncos mortos e vivos e a biomassa acima do sedimento das espécies de mangue.

Resultados

A salinidade intersticial a 10 cm de profundidade, seguida das concentrações de nitrato no sedimento, foram os principais fatores associados à ocorrência de macrófitas aquáticas invasoras nas áreas de mangue estudadas. Além disso, espécies invasoras apresentaram concentrações de N foliares cerca de 2 vezes maiores, bem como uma razão C:N 1,5 vezes menor em comparação às espécies nativas. A baixa salinidade e o aumento da disponibilidade de N nos sedimentos permitiram o sucesso das espécies invasoras nas florestas de mangue, resultando também em alta mortalidade de manguezais (até 53% da área basal). O sedimento

nas áreas de manguezal invadidas não apresentou contribuição de fontes C_4 , devido a predominância de espécies de via fotossintética C_3 (mangue e invasoras). A biomassa acima do sedimento de mangue foi menor nas áreas invadidas comparada às áreas não invadidas. O estoque de C no sedimento (0-20 cm) foi similar entre as áreas investigadas. O estoque de N no sedimento (0-20 cm) foi menor nas áreas invadidas, o que pode estar associado aos atributos foliares da comunidade invasora que apresentou altos teores de N e baixa C:N foliar em comparação às espécies de mangue.

Conclusões

A redução da salinidade e as concentrações de $N-NO_3^-$ no sedimento atuaram como fatores facilitadores para a invasão das macrófitas aquáticas. Esses dois fatores abióticos, aliados aos atributos foliares funcionais das invasoras, associados ao alto requerimento de N, permitiram a ocorrência e o sucesso das invasoras no manguezal, provocando alta mortalidade de indivíduos da comunidade nativa. A redução no estoque de N no sedimento e da biomassa acima do sedimento de mangue são os principais efeitos detectados nas áreas invadidas até o momento. A redução da biomassa acima do sedimento pode representar impactos locais adversos para a manutenção do ecossistema de manguezal nessas áreas e para o armazenamento de C a longo prazo e para todos os serviços ecossistêmicos associados. A redução do estoque de N no sedimento pode estar associada à alta demanda de N das invasoras e posterior introdução no sedimento de uma serapilheira mais lábil comparada à serapilheira das espécies de mangue. A substituição de espécies nativas C_3 por espécies invasoras predominantemente C_3 indicam que ainda não houve tempo para haver alterações no estoque de C e na composição isotópica no sedimento.

Palavras-chaves: espécies invasoras, invasão de plantas, macrófitas aquáticas, isótopos estáveis, salinidade

SAMPAIO, J A G. **Biological invasion in subtropical mangroves: an evaluation of the factors that favor invasion and effects on the C and N stock in the sediment and biomass of native plants.** 2019. 91 p. Dissertação de mestrado. Faculdade UnB Planaltina, Universidade de Brasília, Brasília, 2019.

Abstract

Background, goals and material methods

Mangroves are the only forest formation that occurs at the interface between the terrestrial, freshwater and marine systems, playing a crucial role for the biogeochemistry of C and N. Despite their relevance, mangroves are currently under pressure by different anthropic vectors, one of them being the biological invasion. However, when compared to other impact vectors, it has received little attention, especially the environmental factors that favor the invasion of plants in mangroves and the attributes of the plants that invade them. Also, biological invasion of plants may impact the structure and functioning of ecosystems, with potential to alter the dynamics of organic matter in the sediment. However, there is still no consensus on the influence (direction and magnitude) of plant invasion on carbon and nitrogen stocks in mangrove ecosystems. In order to contribute to filling these gaps, two studies were conducted where we investigated (i) the factors that favor the invasion of plants in mangroves, (ii) dissimilarities among the functional foliar attributes of invasive and native plants and, (iii) effects on C and N stock in the sediment and native vegetation structure in the invaded areas. We tested these hypotheses: (i) invaded mangrove areas show a contribution of C₄ source in the sediment organic matter, (ii) invaded mangrove areas show lower C and N stock in the sediment compared to non-invaded mangroves, (iii) invaded mangrove areas show lower aboveground biomass compared to non-invaded mangroves. In the first study, 18 plots were selected in mangrove forests under different levels of anthropogenic N inputs, both invaded and non-invaded by aquatic macrophytes in the Estuarine-Lagoon Complex (ELC) of Cananeia-Iguape, Southeastern Brazil. In the second study, eight plots were selected of mangrove forests, invaded and non-invaded by aquatic macrophytes, in the northern sector of the ELC of Cananeia-Iguape. In each plot, we measured interstitial salinity, nitrogen concentrations, physicochemical properties, and the C and N stocks of the sediment. We also measured the concentrations of C and N, the ratio C:N, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$ in the sediment-plant-litter system. Regarding the structure of the vegetation, we measured in each plot diameter breast height, height, basal area of dead and living trunks and biomass above the sediment of mangrove species.

Results

The interstitial salinity at 10 cm depth, followed by nitrate concentrations in the sediment, were the main factors associated with the occurrence of invasive aquatic macrophytes in the mangrove areas studied. Besides, invasive species had foliar N concentrations of about 2-fold, as well as a 1.5-fold lower C:N ratio compared to native species. Low salinity and increased N availability in the sediments allowed for the success of invasive species in mangrove forests, resulting in high mangrove mortality (up to 53% of the basal area). The sediment in the invaded mangrove areas did not show contribution of C₄ sources, due to the predominance of species of C₃ photosynthetic pathway (mangrove and invasive). The

biomass aboveground was lower in the invaded areas compared to the non-invaded areas. The C stock in the sediment (0-20 cm) was similar among the studied areas. The stock of N in the sediment (0-20 cm) was lower in the invaded areas, which can be associated to the foliar attributes of invasive community (high foliar N concentration and low foliar C:N).

Conclusions

The reduction of salinity and N-NO_3^- concentrations in the sediment acted as facilitating factors for the invasion of aquatic macrophytes. These two abiotic factors, allied to the functional attributes of the invaders, associated to the high N requirement, allowed the occurrence and success of the invasive species in the mangroves, causing high mortality of individuals in the native community. The reduction of N stocks in the sediment and of mangrove aboveground biomass are so far the main effects detected in the invaded areas. Reduction of live aboveground biomass may represent local adverse impacts to the maintenance of the mangrove ecosystem in these areas, to the long-term storage of C and, to all associated ecosystem services. The reduction of N in the sediment can be associated with the high N consumption by the invaders and subsequent introduction into the sediment of a more labile litter compared to the litter of the mangrove species. The substitution of native C_3 species by predominantly C_3 invasive species indicates that there has not yet been time for changes in the C stock and the isotopic composition in the sediment.

Keywords: aquatic macrophytes, plant invasion, invasive species, stable isotopes, salinity

SUMÁRIO

1. Introdução Geral.....	1
2. Referências.....	6
<i>Capítulo 1. Interactive Effects of Abiotic and Biotic Factors Drive Plant Invasion in Subtropical Mangroves.....</i>	<i>9</i>
Abstract.....	9
1. Introduction.....	10
2. Material and Methods.....	12
2.1 Study area.....	12
2.2 Sampling design.....	15
2.3 Abiotic factors.....	16
2.3.1 Physical and chemical properties of sediment.....	16
2.3.2 Concentrations of available N in sediment.....	16
2.4 Biotic factors.....	17
2.4.1 Vegetation structure.....	17
2.4.2 Foliar attributes.....	17
2.4.3 Statistical analyses.....	17
3. Results.....	18
3.1 Physical and chemical properties of sediment.....	18
3.2 Abiotic and biotic factors related to invasion.....	19
3.3 Influence of abiotic factors on invasion.....	20
3.4 Foliar attributes of native and invasive species.....	21
3.4.1 Foliar C:N ratios and N concentrations.....	21
3.4.2 Foliar $\delta^{13}\text{C}$	22
4. Discussion.....	23
5. Conclusions.....	27
Acknowledgments.....	28
6. References.....	29
Supplementary Material – Capítulo 1.....	36
<i>Capítulo 2. Estoques de carbono e nitrogênio no sedimento e estrutura da vegetação nativa em manguezais subtropicais sob invasão biológica.....</i>	<i>40</i>

Resumo	40
Abstract	41
1. Introdução	42
2. Material e métodos	46
1.1 Área de estudo	46
1.2 Desenho amostral	50
1.3 Métricas da estrutura da vegetação	51
1.4 $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ e concentração de C e N foliar, serapilheira e no sedimento	52
1.5 Estoques de C e N no sedimento	53
1.6 Análises estatística	53
2. Resultados	54
2.1 Estrutura da vegetação	54
2.2 Plantas – $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ e concentrações de C e N	56
2.2.1 Áreas invadidas <i>versus</i> áreas não invadidas	56
2.2.2 Macrófitas aquáticas invasoras <i>versus</i> mangue na área invadida	57
2.2.3 Espécies de mangue: comparando indivíduos em áreas não invadidas e invadidas	58
2.3 Serapilheira – $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ e concentrações de C e N	59
2.3.1 Serapilheira de mangue - Áreas invadidas <i>versus</i> área não invadidas	59
2.3.2 Planta-serapilheira de mangue na área invadida	60
2.3.3 Serapilheira de plantas nativas e invasoras na área invadida	61
2.4 Sedimento – C:N, $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$	63
2.5 Estoque de C e N no sedimento	64
3. Discussão	65
4. Conclusões	71
5. Referências	72
Material Suplementar – Capítulo 2	77

1. Introdução Geral

Manguezais são áreas úmidas (“*wetlands*”) que ocorrem em zonas costeiras de interface entre a terra e o mar em regiões tropicais e subtropicais. Esses sistemas são colonizados por espécies denominadas genericamente como mangue adaptadas à inundação periódica, às amplas variações na salinidade e às baixas concentrações de oxigênio no sedimento (Schaeffer-Novelli et al. 2000; Spalding et al. 2010). Os manguezais ocorrem em 123 países e territórios, cobrindo um total de 152.000 km², com as maiores extensões localizadas na região Indo-pacífica e no Brasil (Spalding et al. 2010; Hamilton and Casey 2016). No Brasil, os manguezais ocorrem desde a foz do Rio Oiapoque no Estado do Amapá até Santa Catarina, tendo como limite sul a cidade de Laguna (Soares et al. 2012). No total, o território brasileiro possui cerca de 13.000 km² de extensão de manguezais e abriga a segunda maior área contínua de floresta de manguezal, que vai de Belém no Pará até São Luís no Maranhão com 7721 km² (Spalding et al. 2010; Hamilton and Casey 2016).

Os ecossistemas de manguezal desempenham uma série de funções ecológicas que podem ser apropriadas pela sociedade na forma de serviços ecossistêmicos, como por exemplo a proteção da linha costeira, são áreas de reprodução, alimentação e refúgio de espécies marinhas, de água doce e terrestres e são considerados eficientes sumidouros de carbono (C), em função da alta produtividade e alocação de C na biomassa abaixo do sedimento e da reduzida taxa de decomposição nesses ambientes (Kristensen et al. 2008; Alongi 2014; Lee et al. 2014). Assim, destaca-se também a importância biogeoquímica dos manguezais exercendo um papel crítico na ciclagem de C e de nutrientes como o nitrogênio (N) (Donato et al. 2011; Alongi 2014, 2018; Reis et al. 2017). Apesar de sua relevância ecológica, social e econômica, os manguezais estão sob alta pressão antrópica por uma série de vetores como a mudança de uso da terra para desenvolvimento urbano e turístico e atividades de aquicultura e carcinicultura (Valiela et al. 2001; Alongi 2002; Duke et al. 2007; Van Lavieren et al. 2012).

A invasão biológica pode ser definida como o estabelecimento e expansão de espécies em locais fora de sua faixa de distribuição original, de forma a dominar o ambiente e impactar as espécies nativas e o ecossistema (Mack et al. 2000). A invasão biológica é

reconhecida como dos vetores de degradação dos ecossistemas de manguezal, uma vez que alterações nas condições ambientais do ecossistema têm sido retratadas como facilitadores da invasão de plantas em manguezais (Lugo 1998; Dahdouh-Guebas et al. 2005; Biswas et al. 2018). Estudos anteriores sugeriram que, devido às condições do ecossistema serem extremas, poucas espécies exóticas se adaptavam e sobreviviam ao processo de invasão, ou seja, a maioria perecia (Lugo 1998; Biswas et al. 2007, 2012). Contudo, sob um contexto de mudança global, especialmente com a intensidade das ações antrópicas, um número crescente de espécies exóticas emergiu e as taxas de sucesso de invasão em manguezais aumentaram amplamente (Röderstein et al. 2013; Ren et al. 2014; Biswas et al. 2018).

A invasão biológica de plantas pode impactar a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas com potencial de alterar a dinâmica de matéria orgânica no sedimento em manguezais. Dessa forma, assim que uma espécie ou grupo de espécies de plantas invasoras atingem alta abundância e dominância no ambiente invadido, impactos adversos sobre a performance e sobrevivência das espécies nativas podem ser constatados (Vilà and Weiner 2004; Vila et al. 2011), o que pode resultar em efeitos na estrutura e biomassa da vegetação.

Outro efeito que a invasão de plantas em manguezais pode causar, a longo prazo, é a modificação nos *pools*, a ciclagem de C e N e a dinâmica de decomposição da matéria orgânica (Asthon et al. 2005; Liao et al. 2008; Ehrenfeld 2010; Vila et al. 2011; Lee et al. 2017), uma vez que a invasão de plantas pode promover a entrada de material foliar com características diferentes das espécies de plantas nativas no sedimento (Liao et al. 2007, 2008; Lee et al. 2017). A dissimilaridade das características foliares e de serapilheira entre as comunidades invadidas e nativas tem potencial de explicar a magnitude e direção de alterações nos fluxos e estoques de C e N solo (Lee et al. 2017). Esse tipo de investigação é oportuna para o presente estudo visto que, ainda não há um consenso sobre a influência (a direção e a magnitude) da invasão de plantas nos estoques de C e N em ecossistemas costeiros.

Em São Paulo, o Complexo Estuarino Lagunar (CEL) de Cananéia-Iguape, Patrimônio Mundial da UNESCO e sítio RAMSAR pode ser dividido em dois setores, o sul, o qual contém as áreas de manguezal mais extensas e conservados do Estado (Cunha-Lignon et al. 2011) na região de Cananéia, com cerca de 12.000 habitantes (IBGE 2010). Enquanto

o setor norte na região Iguape é altamente influenciado pelo canal artificial denominado Valo Grande (Mahiques et al. 2009, 2013). Na época do Brasil império, a região do Vale do Ribeira já possuía grande importância econômica. Com intuito de reduzir a distância do transporte da produção agrícola da região (principalmente de arroz) para o Porto Grande, o canal artificial denominado Valo Grande foi construído, com 4,4 m de largura, desviando o fluxo original do rio Ribeira de Iguape (Besnard 1950).

Devido à erosão e transporte intenso de sedimento ao longo do tempo o funcionamento do porto foi inviabilizado e, por consequência, o canal foi fechado em 1978 com uma barragem feita de pedras e areia. Essa barragem, porém, foi rompida em 1983 após grandes enchentes do rio Ribeira e, desde então, o canal está aberto. Atualmente, o canal possui mais de 250 m e é a principal via da vazão do rio Ribeira de Iguape para o estuário (Mar Pequeno), responsável por 60% da vazão total (Mahiques et al. 2009, 2013). Este rio compõe uma das maiores bacias hidrográficas da costa brasileira com uma população de mais de um milhão e meio de habitantes (IBGE 2010) e apenas 62% do esgoto produzido na parte paulista da bacia do rio Ribeira de Iguape é coletado somente 60% é tratado (CETESB 2016), todavia não é tratado para redução do excesso de N. Além disso essa região possui grandes áreas agrícolas responsáveis por cerca de 80% da produção de banana do Estado de São Paulo com aplicação de fertilizantes inorgânicos nitrogenados (Godoy et al. 2006).

A abertura do canal artificial, aliado às atividades antrópicas, tem provocado alterações nos ecossistemas de manguezal próximos ao Valo Grande, no município do Iguape-SP, tais como o aumento da sedimentação, redução da salinidade, mudança na biota local de peixes no estuário (Mar Pequeno), bem como a poluição por nitrogênio antrópico e a invasão de espécies de macrófitas aquáticas nas áreas adjacentes de manguezal (Mahiques et al. 2009, 2013; Cunha-Lignon et al. 2011, 2015; Cunha-Lignon and Menghini 2016; Reis et al. 2019).

Em um trabalho anterior, Reis et al. (2019) evidenciaram um contexto de poluição por N oriundo de atividades antrópicas influenciando as áreas de manguezal no setor norte do CEL em Iguape (Tabela 2). Os autores verificaram altos valores de $\delta^{15}\text{N}$ do nitrato (NO_3^-) no canal Valo Grande e também de um ponto próximo áreas invadidas por macrófitas aquáticas do setor norte do CEL de Cananéia-Iguape e a partir da comparação dos valores

mais baixos de $\delta^{15}\text{N}$ do NO_3^- próximo ao sítio +N do setor sul do CEL (Cananéia) constataram o excesso de NO_3^- oriundo de esgoto e agricultura na bacia do Rio Ribeira de Iguape chegando ao estuário na porção norte do CEL. Além disso, o $\delta^{15}\text{N}$ do NO_3^- na água do estuário não foi quantificado na Ilha do Cardoso (sítio controle não enriquecido por N no setor sul do CEL), uma vez que as concentrações de NO_3^- estavam abaixo do limite de detecção. Neste mesmo trabalho, Reis et al. (2019) verificaram valores elevados de $\delta^{15}\text{N}$ do amônio (NH_4^+) no setor sul do CEL na Ilha de Cananea (+N), comparado ao sítio controle na Ilha do Cardoso também no setor sul do CEL indicaram o excesso de NH_4^+ proveniente de fontes locais de esgoto de pequenas áreas urbanas atingindo os sítios de estudo na Ilha de Cananea (Tabela 1).

Tabela 1. Valores medianos e amplitude da abundância natural de isótopos estáveis de nitrogênio $\delta^{15}\text{N}$ ‰ do nitrato (NO_3^-) e amônio (NH_4^+) na água estuarina no Complexo Estuarino-Lagunar de Cananéia-Iguape de abril de 2017

	Região	NH_4^+	NO_3^-
Controle	Cananéia	0,6 (-0,1 e 1,7)	NA
+N		3,6 (1,2 e 9,1)	0,4 (-0,4 e 1,3)
+++NI	Iguape	-1,2 (-2,8 e 0,1)	3,9 (3,5 e 4,8)
Valo Grande		3,0	9,8

NA = não aplicável: valores abaixo do limite de detecção. Retirado de Reis et al. (2019).

Além disso, dados do monitoramento da qualidade água costeira da CETESB de nitrato (N- NO_3^-), amônio (N- NH_4^+) e qualificação do estado trófico através de medidas de clorofila-a na água estuarina, disponíveis em (<https://servicos.cetesb.sp.gov.br/infoaguas/>), evidenciaram um gradiente de fertilização antrópica no CEL de Cananéia-Iguape e também demonstraram também evidências de poluição de N no setor norte do complexo (Tabela 2).

Tabela 2. Concentrações médias e valores máximos de N-NH₄⁺, N-NO₃⁻, Clorofila-a e estado trófico dos pontos de monitoramento de qualidade das águas costeiras de São Paulo da CETESB no Complexo Estuarino-Lagunar de Cananéia-Iguape de 2010 a 2015

Tratamentos	Região	N-NH ₄ ⁺ (mg/L)		N-NO ₃ ⁻ (mg/L)		Clorofila-a (µg/L)		Estado trófico
		Média	Máximo	Média	Máximo	Média	Máximo	
Controle	Cananéia	0,10	0,13	NA	NA	4,6	8,5	mesotrófica
+N		0,12	0,35	NA	NA	7,9	29,4	mesotrófica a eutrófica
++N	Iguape	0,14	0,80	NA	NA	15,8	62,6	eutrófica a hipereutrófica
+++NI		0,35	1,43	0,47	3,55	10,4	47,6	eutrófica a hipereutrófica

Fonte: CETESB, dados disponíveis em <https://servicos.cetesb.sp.gov.br/infoaguas/>. NA = não aplicável: valores foram menores do que o limite de detecção <0.20 mg/L.

Embora a invasão biológica seja reconhecida por muitos autores, desde a década de 1990, como uma das maiores ameaças à biodiversidade e para a estrutura e funcionamento dos ecossistemas (Vitousek et al. 1996; Mack et al. 2000), ainda é um assunto que tem recebido pouca atenção quando se trata de manguezais (Biswas et al. 2018). Nesse sentido, fatores que favorecem esse processo ainda precisam ser melhor entendidos (Ren et al. 2014), assim como os atributos das plantas que invadem as florestas de manguezal e consequências ecológicas para o ecossistema (Biswas et al. 2018).

Com intuito de contribuir com estas lacunas, o objetivo geral da dissertação foi avaliar os fatores que favorecem a invasão de plantas em ecossistemas de manguezal e os efeitos nos estoques de C, N e na biomassa de manguê acima do sedimento em áreas invadidas de manguezal no Complexo Estuarino Lagunar de Cananéia-Iguape. Para tanto, foram conduzidos dois estudos apresentados em dois capítulos. No capítulo 1, investigamos o efeito de fatores abióticos selecionados associados a invasão de macrófitas aquáticas em manguezais no Sudeste do Brasil. Além disso, também avaliamos os atributos foliares de espécies nativas e invasoras para avaliar se estes favoreciam a invasão. No capítulo 2, investigamos os estoques de C e N no sedimento e a estrutura da vegetação nativa em áreas de manguezal invadidas por macrófitas aquáticas e não invadidas no setor norte do Complexo Estuarino Lagunar de Cananéia-Iguape. Nesse sentido, as seguintes hipóteses foram testadas, (i) áreas de manguezal invadidas possuem maior proporção de sinal C₄ na matéria orgânica do sedimento em relação às áreas não invadidas, (ii) áreas de manguezais sob invasão

biológica exibem menor estoque de C e N no sedimento e, (iii) áreas de manguezal invadidas exibem menor biomassa acima do solo comparado a manguezais conservados.

2. Referências

- Alongi DM (2002) Present state and future of the world's mangrove forests. *Environ Conserv* 29:331–349. doi: <https://doi.org/10.1017/S0376892902000231>
- Alongi DM (2014) Carbon Cycling and Storage in Mangrove Forests. *Ann Rev Mar Sci* 6:195–219. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010213-135020>
- Alongi DM (2018) Impact of Global Change on Nutrient Dynamics in Mangrove Forests. *Forests* 9:1–13. doi: <https://doi.org/10.3390/f9100596>
- Asthon IW, Hyatt LA, Howe KM, et al (2005) Invasive species accelerate decomposition and litter nitrogen loss in a mixed deciduous forest. *Ecol Appl* 15:1263–1272. doi: [10.1890/04-0741](https://doi.org/10.1890/04-0741)
- Besnard W (1950) Considerações gerais em torno da região lagunar de Cananéia-Iguape. *Bol do Inst Paul Oceanogr* 1:9–26
- Biswas SR, Biswas PL, Limon SH, et al (2018) Plant invasion in mangrove forests worldwide. *For Ecol Manage* 429:480–492. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.046>
- Biswas SR, Choudhury JK, Nishat A, Rahman MM (2007) Do invasive plants threaten the Sundarbans mangrove forest of Bangladesh? *For Ecol Manage* 245:1–9. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.02.011>
- Biswas SR, Khan SI, Mallik AU (2012) Invaders' control on post-disturbance succession in coastal mangroves. *J Plant Ecol* 5:157–166. doi: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtr050>
- Companhia Ambiental do Estado de São Paulo (CETESB). (2016) Qualidade das Águas Interiores no Estado de São Paulo 2016. Série relatórios. São Paulo
- Cunha-Lignon M, Almeida RDE, Galvani E, et al (2015) Monitoramento de manguezais: abordagem integrada frente às alterações ambientais. In: *Anais do VIII Congresso Brasileiro de Unidades de Conservação - Trabalhos Técnicos* (pp. 1–17).
- Cunha-Lignon M, Kappel M, Menghini RP, et al (2011) Mangrove Forests Submitted to Depositional Processes and Salinity Variation Investigated using satellite images and vegetation structure surveys. *J Coast Res* 1:344–348. doi: <https://doi.org/10.1080/01431161.2011.641511>
- Cunha-Lignon M, Menghini RP (2016) Invasive species of aquatic macrophytes affecting mangrove forests structure and conservation in protected areas. In: *Mangrove and Macrobenthos Meeting 4 Abstract Book*. St. Augustine, Florida, p 85

- Dahdouh-Guebas F, Hettiarachchi S, Lo Seen D, et al (2005) Transitions in ancient inland freshwater resource management in Sri Lanka affect biota and human populations in and around coastal lagoons. *Curr Biol* 15:579–586. doi: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.01.053>
- Donato DC, Kauffman JB, Murdiyarso D, et al (2011) Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics. *Nat Geosci* 4:293–297. doi: <https://doi.org/10.1038/ngeo1123>
- Duke NC, Meynecke J-O, Dittmann S, et al (2007) A World Without Mangroves? *Science* (80-) 317:41–43. <https://doi.org/10.1126/science.317.5834.41b>
- Ehrenfeld JG (2010) Ecosystem Consequences of Biological Invasions. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 41:59–80. doi: [10.1146/annurev-ecolsys-102209-144650](https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144650)
- Godoy LJG de, Nomura ES, Moraes W da S (2006) Nutrição e adubação da cultura da banana. In: *Informações Agronômicas*. pp 116, 14–19
- Hamilton SE, Casey D (2016) Creation of a high spatio-temporal resolution global database of continuous mangrove forest cover for the 21st century (CGMFC-21). *Glob Ecol Biogeogr* 25:729–738. <https://doi.org/10.1111/geb.12449>
- IBGE (2010) Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Censo Demográfico
- Kristensen E, Bouillon S, Dittmar T, Marchand C (2008) Organic carbon dynamics in mangrove ecosystems: A review. *Aquat Bot* 89:201–219. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.12.005>
- Lee MR, Bernhardt ES, van Bodegom PM, et al (2017) Invasive species' leaf traits and dissimilarity from natives shape their impact on nitrogen cycling: a meta-analysis. *New Phytol* 213:128–139. doi: <https://doi.org/10.1111/nph.14115>
- Lee SY, Primavera JH, Dahdouh-guebas F, et al (2014) Ecological role and services of tropical mangrove ecosystems: a reassessment. 726–743. doi: <https://doi.org/10.1111/geb.12155>
- Liao C, Luo Y, Jiang L, et al (2007) Invasion of *Spartina alterniflora* Enhanced Ecosystem Carbon and Nitrogen Stocks in the Yangtze. *Ecosystems* 1351–1361. doi: [10.1007/s10021-007-9103-2](https://doi.org/10.1007/s10021-007-9103-2)
- Liao C, Peng R, Luo Y, et al (2008) Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta-analysis. *New Phytol* 117:706–714. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02290.x>
- Lugo AE (1998) Mangrove Forests: a Tough System to Invade but an Easy one to Rehabilitate. *Mar Pollut Bull* 37:427–430. doi: [http://doi.org/10.1016/S0025-326X\(98\)00120-9](http://doi.org/10.1016/S0025-326X(98)00120-9)
- Mack RNC, Simberloff D, Lonsdale WM, et al (2000) Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences and Control. *Issues Ecol* 4:1–12. doi: [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0689:BICEGC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0689:BICEGC]2.0.CO;2)
- Mahiques M de M, Burone L, Figueira RCL, et al (2009) Anthropogenic influences in a lagoonal environment: A multiproxy approach at the valo grande mouth, Cananéia-

- Iguape system (SE Brazil). *Brazilian J Oceanogr* 57:325–337. doi: <https://doi.org/10.1590/S1679-87592009000400007>
- Mahiques MM, Figueira RCL, Salaroli AB, et al (2013) 150 years of anthropogenic metal input in a Biosphere Reserve: The case study of the Cananéia-Iguape coastal system, Southeastern Brazil. *Environ Earth Sci* 68:1073–1087. doi: <https://doi.org/10.1007/s12665-012-1809-6>
- Reis CRG, Nardoto GB, Oliveira RS (2017) Global overview on nitrogen dynamics in mangroves and consequences of increasing nitrogen availability for these systems. *Plant Soil* 1–19. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-3123-7>
- Reis CRG, Reed SC, Oliveira RS, Nardoto GB (2019) Isotopic Evidence that Nitrogen Enrichment Intensifies Nitrogen Losses to the Atmosphere from Subtropical Mangroves. *Ecosystems*. doi: <https://doi.org/10.1007/s10021-018-0327-0>
- Ren H, Guo Q, Liu H, et al (2014) Patterns of Alien Plant Invasion across Coastal Bay Areas in Southern China. *J Coast Res* 30:448–455. doi: <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-13-00096.1>
- Röderstein M, Hauffe T, Schnetter M-L, et al (2013) Long-term vegetation changes in a tropical coastal lagoon system after interventions in the hydrological conditions. *Aquat Bot* 113:19–31. doi: <http://doi.org/10.1016/j.aquabot.2013.10.008>
- Schaeffer-Novelli Y, Cintrón-Molero G, Soares MLG, De-Rosa T (2000) Brazilian mangroves. *Aquat Ecosyst Health Manag* 3:561–570. doi: <https://doi.org/10.1080/14634980008650693>
- Soares MLG, Estrada GCD, Fernandez V, Tognella MMP (2012) Southern limit of the Western South Atlantic mangroves: Assessment of the potential effects of global warming from a biogeographical perspective. *Estuar Coast Shelf Sci* 101:44–53. doi: [10.1016/j.ecss.2012.02.018](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.02.018)
- Spalding M, Kainuma M, Collins L (2010) *World Atlas of Mangroves*. Earthscan, London
- Valiela I, Bowen JL, York JK (2001) Mangrove Forests: One of the World's Threatened Major Tropical Environments. *Bioscience* 51:807. doi: [http://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0807:MFOOTW\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0807:MFOOTW]2.0.CO;2)
- Van Lavieren H, Spalding M, Alongi DM, et al (2012) *Securing the future of mangroves*. United Nations University, Hamilton
- Vila M, Espinar JL, Hejda M, et al (2011) Ecological impacts of invasive alien plants : a meta-analysis of their effects on species , communities and ecosystems. *Ecol Lett* 14:702–708. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>
- Vilà M, Weiner J (2004) Are invasive plant species better competitors than native plant species? - Evidence from pair-wise experiments. *Oikos* 105:229–238
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Westbrooks R (1996) Biological invasions as global environmental change. *Am Sci* 84:218–228

Capítulo 1. Interactive Effects of Abiotic and Biotic Factors Drive Plant Invasion in Subtropical Mangroves

Jéssica A G Sampaio ^{a,*}, Carla R G Reis ^b, Marília Cunha-Lignon ^c, Gabriela B Nardoto ^{a,b}, Luiz F Salemi ^a

^a Núcleo de Estudos e Pesquisas Ambientais e Limnológicas – Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, Área Universitária 1, Vila Nossa Senhora de Fátima, Campus de Planaltina, Universidade de Brasília, 73340-710, Planaltina, Distrito Federal, Brazil

^b Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Campus Darcy Ribeiro, Universidade de Brasília, 70910-900, Brasília, Distrito Federal, Brazil

^c Campus Experimental de Registro, Universidade Estadual Paulista, 11900-000, Registro, São Paulo, Brazil

**Capítulo submetido e formatado seguindo as regras da revista Wetlands, Ecology and Management*

Abstract

Biological invasion is recognized as a critical driver of environmental change in mangrove ecosystems. However, environmental factors that favor plant invasion in mangroves are still poorly understood. To contribute to filling this gap, we investigated the effect of selected abiotic factors associated controlling aquatic macrophytes invasion in mangroves in Southeastern Brazil. Furthermore, we also assessed foliar attributes of native and invasive species to evaluate whether biotic attributes favored the invasion. We selected 18 plots in mangrove forests under different levels of anthropogenic N inputs, both invaded and non-invaded in the Estuarine-Lagoon Complex of Cananeia-Iguape, southeastern Brazil. We measured interstitial salinity, sediment nitrate and ammonium concentrations, and sediment physicochemical properties. We also measured foliar nitrogen (N) concentrations, foliar C:N, and foliar $\delta^{13}\text{C}$ of both invasive and native species. We found that interstitial salinity at 10 cm depth followed by nitrate concentrations in sediment were the main factors associated with the occurrence of invasive aquatic macrophytes in the studied mangrove areas. Moreover, invasive species had about 2-fold higher foliar N concentrations as well as about a 1.5-fold lower C:N ratios compared to native species. Low salinity and increased N availability in sediment allowed for the success of invasive species into mangrove forests, also resulting in high mangrove mortality (up 53% of basal area).

Keywords: aquatic macrophytes, biological invasion, foliar attributes, nitrogen pollution, salinity, anthropogenic alterations

1. Introduction

Mangroves are the only forest formations that occur at the interface of terrestrial, freshwater, and marine ecosystems (Alongi 2002). Because of their key location, mangrove forests have important biogeochemical roles that translate into the provisioning of critical ecosystem services (van Lavieren et al. 2012; Lee et al. 2014). For instance, mangroves usually store large quantities of carbon (C) per unit of area in both above and below ground biomass as well as in soil compared to other upland tropical forests and marine ecosystems (Donato et al. 2011; Alongi 2014).

Although there is wide recognition of the social, economic, and ecological relevance of mangroves, these ecosystems are still under strong human pressure (Valiela et al. 2001). One of the main drivers of ecosystem degradation is biological invasion. Despite the fact biological invasion is worldwide well recognized as one of the main vectors of global change promoting modification in the structure and functioning of ecosystems (Vitousek et al. 1996; Dukes and Mooney 1999; Mack et al. 2000; Vila et al. 2011), such driver has not received enough attention in mangrove ecosystems (Biswas et al. 2018). This is especially true considering the lack of investigations of environmental factors that favor invasion (Ren et al. 2014) and the functional attributes of alien species that invade mangroves (Biswas et al. 2018).

Environmental factors that make an ecological system more susceptible to biological invasion are widely discussed, though there is a consensus that disturbance plays a key role in this process (Dukes and Mooney 1999; Mack et al. 2000; Biswas et al. 2012; Zhang et al. 2012). At the regional scale, human interventions such as building canals, roads, and dams promote deep alterations of river flows in the upstream watershed, which in turn modify the freshwater input (and associated nutrient loads) to downstream estuarine ecosystems (Gopal and Chauhan 2006; Röderstein et al. 2013; Sathyanathan et al. 2014; Reis et al. 2019). These disturbances change environmental conditions and, as a consequence, may facilitate biological invasion into mangroves (Lugo 1998; Dahdouh-Guebas et al. 2005; Biswas et al. 2018). For example, measures to recover streamflow to mangroves have been taken in Colombia. Rivers were dredged to restore the river flow that had been altered for the

construction of highways. Nonetheless, the combination of large rain events at the same time of these interventions caused a salinity reduction which, in turn, led to the invasion of aquatic macrophytes (*Typha domingensis* Pers) in these mangroves (Röderstein et al. 2013).

Under non-disturbed conditions, abiotic factors such as (i) low oxygen levels in sediment, (ii) periodic floods, and (iii) large variations in salinity act as barriers to biological invasion in mangroves (Schaeffer-Novelli et al., 2000; Spalding, Kainuma & Collins, 2010). That works for both terrestrial and freshwater plant species that hardly survive when competing with mangroves (Lugo 1998). Therefore, the success and significance of the impacts of biological invasion will depend not only on the abiotic factors of the ecosystem under invasion but also on the functional attributes of invasive species relative to native vegetation (Van Kleunen et al. 2010; Pyšek et al. 2012; Lee et al. 2017). In a context of disturbance, alterations in salinity and nutrient availability (especially nitrogen) may directly favor invasive species by promoting rapid growth and reproduction. This, in turn, leads to changes at the community level through, for example, the increase in mortality rates of native species (Dukes and Mooney 1999; Bradley et al. 2010; Vila et al. 2011; Gufu et al. 2018). Thus, it is important to understand both the abiotic and biotic factors controlling biological invasion as well as the impacts at the native community level to prevent, minimize, and manage its effects (Pyšek et al. 2012; Ren et al. 2014).

Biological invasion may cause significant impacts at the species, community, and ecosystem levels (Vila et al., 2011). This might occur especially if native species differ from invasive in terms of functional attributes (Lee et al. 2017). Such differences may provide competitive advantages for alien species (e.g., better strategies of resource use, fast growth rate, fitness) since they generally have a greater performance compared to native species (Van Kleunen et al. 2010; González-Muñoz et al. 2013). Photosynthetic metabolism (e.g., C₃ x C₄) is a functional attribute that may differ between native and invasive species. The stable carbon isotopic signature ($\delta^{13}\text{C}$) indicates the type of photosynthetic pathway used by plants (Ehleringer et al. 2000). Moreover, the $\delta^{13}\text{C}$ also has the potential to provide insight into plant water use efficiency (i.e., assimilation of C per unit of water lost in transpiration) and consequently on photosynthetic capacity, thus highlighting differing competitive abilities among C₃ plants. Foliar N concentration and carbon: nitrogen ratio (C:N) are commonly used

to evaluated differences between native and invasive species, which may be associated with N use and influences ecosystem process (Liao et al. 2008; Lee et al. 2017).

The Estuarine-Lagoon Complex (ELC) of Cananeia-Iguape, São Paulo State, Brazil is a Ramsar site (Ramsar 2017). Mangroves at the southern region of the complex are the widest and best conserved in São Paulo State (Cunha-Lignon et al. 2011). On the other hand, in the northern part of the complex, there was a significant increase in freshwater input due to the building of a canal in 1852 (locally known as “Valo Grande”) to deviate flow from Ribeira de Iguape river (Mahiques et al. 2009, 2013). The Ribeira de Iguape river is one of the largest rivers in the southeastern region of Brazil, draining more than 23,350 km². This deviation, as well as the input of sewage and excess nutrients from agricultural activities in the Ribera de Iguape river basin, resulted in important changes in the estuary (locally known as “Mar Pequeno”) and associated mangroves. This possibly favored the invasion by aquatic macrophytes in the adjacent mangrove areas (Cunha-Lignon et al., 2011; Cunha-Lignon and Menghini, 2016; Reis et al., 2019).

In order to shed more light on the control of biological invasion in mangrove ecosystems, we investigated the effect of selected abiotic factors affecting alien species invasion in the ELC of Cananeia-Iguape. Some important, we also assessed functional foliar attributes of invasive and native species to clarify the role of biotic attributes to the success of biological invasion in these systems.

2. Material and Methods

2.1 Study area

The study was conducted in 18 plots inserted in 8 fringe mangrove sites in the ELC of Cananeia-Iguape, southeastern Brazil in 2015 (Fig. 1). This study was carried out by the Integrated Monitoring of Mangroves Research Group recognized by the National Council for Scientific and Technological Development (CNPq, Brazil). The study plots integrate a permanent plot network where mangrove vegetation structure has been monitored since 2001.

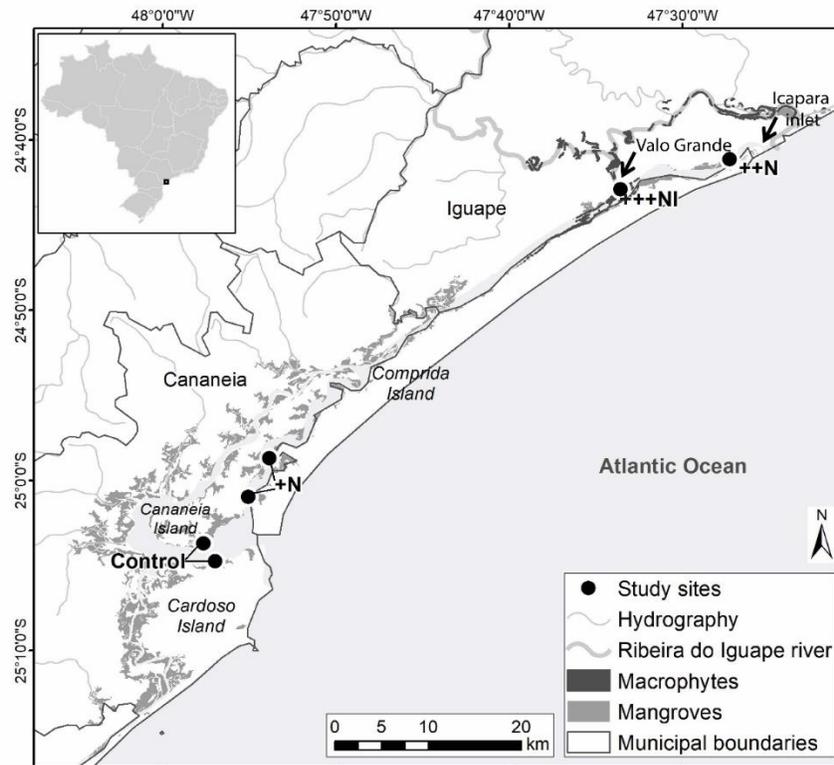


Fig. 1 Location of mangrove study sites in the Estuarine Lagoon-Complex of Cananeia-Iguape, southeastern Brazil. Study sites included two non-invaded and non-N-enriched reference sites (Control); two non-invaded sites subjected to medium N inputs (+N); two non-invaded sites subjected to medium to high N inputs (++N), and two invaded sites subjected to high N inputs (+++NI). Because of the map scale, the two study sites at +++NI and at ++N were overlaid. Source of the shapefiles of mangrove forests and aquatic macrophytes areas: Cunha-Lignon et al. (2011).

The study sites differ mainly in two aspects: (i) levels of anthropogenic N inputs (Reis et al. 2019) and (ii) invasion by aquatic macrophytes. We selected two conserved mangrove areas under high marine influence as the non-invaded and non-N-enriched control sites. We also selected two non-invaded mangrove sites subject to medium N inputs from sewage discharge of a small urban area in the Cananeia Island (+N). Lastly, we selected four mangrove sites close to the Valo Grande canal that were strongly affected by excess N inputs from the Ribeira de Iguape river basin. Two of these sites comprised non-invaded mangroves submitted to excess N inputs ranging from medium to high (++N). The other two sites

included invaded mangrove areas subjected to high N inputs (+++NI) (Reis et al. 2019) (Table 1).

Table 1. Mean and maximum concentrations of ammonium nitrogen (NH₄⁺-N), nitrate nitrogen (NO₃⁻-N), and Chlorophyll, and the trophic state of estuarine water in the Estuarine-Lagoon Complex of Cananeia-Iguape from 2010 to 2015

Treatments	NH ₄ ⁺ -N (mg/l)		NO ₃ ⁻ -N (mg/l)		Chlorophyll a (µg/l)		Thophic State
	mean	maximum	mean	maximum	mean	maximum	
Control	0.10	0.13	NA	NA	4.6	8.5	mesotrophic
+N	0.12	0.35	NA	NA	7.9	29.4	mesotrophic to eutrophic
++N	0.14	0.80	NA	NA	15.8	62.6	eutrophic to hypereutrophic
+++NI	0.35	1.43	0.47	3.55	10.4	47.6	eutrophic to hypereutrophic

Data from the monitoring of the quality of coastal waters of the state of São Paulo of Companhia Ambiental do Estado de São Paulo (CETESB); data is available at <https://servicos.cetesb.sp.gov.br/infoaguas/>. NA = Not applicable: all values were below detection limit <0.20

Mangrove vegetation in the ELC of Cananeia-Iguape is composed by the species *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae), *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaertn. (Combretaceae), and *Avicennia schaueriana* Stapf & Leechm. ex Moldenke (Acanthaceae) (families according to APG, 2009) (Schaeffer-Novelli et al. 1990). The vegetation in the study plots differ in the dominance of mangrove species, stage of ecological succession, structural development, and in the presence of invasive aquatic macrophytes (Supplementary Table 1). Landsat time series indicated the absence of invasive macrophytes in the mangrove areas adjacent to the Valo Grande canal in 1997. The occurrence of aquatic macrophytes was first recorded in 2010 (Cunha-Lignon et al. 2011), but the exact year of invasion is unknown.

The dominant invasive species at the +++NI plots were *Hymenachne amplexicaulis* (Rudge) Nees (Poaceae), *Bacopa monnieri* (L.) Wettst. (Plantagenaceae), *Crinum salsum* Ravenna (Amaryllidaceae), and other unidentified species of the families Poaceae and Cyperaceae.

The climate in the ELC of Cananeia-Iguape is classified as subtropical, "Cfa" according to the climatic classification of Köppen-Geiger (Alvares et al. 2014). Mean monthly temperature ranges from 24.5 °C in January to 7.8 °C in July. Mean annual

precipitation is about 2,300 mm, without a marked dry season. Tides are semidiurnal with a mean amplitude of 0.82 m to 1.25 m in spring tides (Schaeffer-Novelli et al. 1990).

2.2 Sampling design

In July 2015, vegetation structure was measured and sediment and foliar samples were obtained in each plot. To avoid trampling and possible interferences in the vegetation structure inside the plots, all foliar and sediment samples were obtained immediately outside each plot. The interstitial salinity was also obtained *in situ* next to each plot.

The plots have varying sizes, according to the stem density (Schaeffer-Novelli and Cintrón 1986; Schaeffer-Novelli et al. 2015). In each plot, all trees taller than 1 m were identified and had their diameter at breast height (DBH) registered with a metric diameter tape, and their height measured using a telemeter or a telescopic pole. The condition of the trunks (alive or dead) was also registered (Schaeffer-Novelli and Cintrón 1986; Schaeffer-Novelli et al. 2015).

A sediment sample (0–10 cm depth) was collected per plot to quantify the concentrations of $\text{NH}_4^+\text{-N}$ and $\text{NO}_3^-\text{-N}$. Extra sediment samples at 0–20 cm depths were also collected in each plot to characterize sediment physicochemical properties. The sediment samples for physicochemical analyses from plots in the same site were pooled together, totaling two composite samples by treatment (i.e., Control 1 and 2, +N 1 and 2, ++N 1 and 2, and +++NI 1 and 2). All sediment samples were kept refrigerated until analysis.

Next to each plot, mature foliar samples (i.e., green and fully expanded) from three mangrove trees with $\text{DBH} \geq 4$ cm were obtained, as well as foliar samples of the invasive aquatic macrophytes, one sample per species. Foliar samples were analyzed for the $\delta^{13}\text{C}$, and concentrations of C and N. The foliar samples were washed with tap water and then oven dried at 40 °C for 48 hours immediately after fieldwork.

2.3 Abiotic factors

2.3.1 Physical and chemical properties of sediment

The sediment samples at 0–20 cm depth were analyzed for concentrations of organic matter (OM), Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , and available P, sum of exchangeable bases, and cation exchange capacity according to Embrapa (2009, 1997). Sediment texture was analyzed using the hydrometer method (Bouyoucos 1932) and classified using the U.S. Department of Agriculture textural triangle. Organic matter was extracted with potassium dichromate in sulfuric medium and quantified by titration using ammonium ferrous sulfate. Available exchangeable bases were extracted with ammonium acetate 1M. Concentrations of Na^+ were analyzed by flame photometry, K^+ by atomic emission, and Ca^{2+} and Mg^{2+} by atomic absorption spectrophotometry. Available P was extracted with Mehlich 1 solution and quantified with ammonium molybdate using a spectrophotometer. These analyses were carried out in the Department of Soil Science of the Luiz de Queiroz School of Agriculture, University of São Paulo.

Also, in each plot, we used a Napoleon-type auger and an optical refractometer to measure *in situ* the interstitial sediment salinity at 10 cm (Sal10) and at 50 cm (Sal50) depth.

2.3.2 Concentrations of available N in sediment

Concentrations of NH_4^+ -N and NO_3^- -N in sediment (0-10 cm) were quantified according to the extraction procedures described by Reis et al. (2017b). Extracts were analyzed for concentrations of NH_4^+ -N with a Nessler reagent (Greweling and Peech 1960) and NO_3^- -N (Meier 1991, cited in Sutton et al. 2014) using a UV spectrophotometer in the Laboratório de Ecossistemas of the Universidade de Brasília. Concentrations of mineral N (Nmin) were calculated by summing the concentrations of NH_4^+ -N and NO_3^- -N in sediment.

2.4 Biotic factors

2.4.1 Vegetation structure

From the data obtained in the field, we calculated the mean values of height (H) (m), DBH (cm), and basal area of live trunks (BALT) and dead trunks (BADT) (%) for each plot.

2.4.2 Foliar attributes

Foliar samples were ground with a knife grinder and powdered with liquid nitrogen in a mortar. The concentrations of C and N and the C:N ratios and $\delta^{13}\text{C}$ of foliar samples were quantified with an elemental analyzer (Carlo Erba, model 1110, Milan, Italy) coupled to an isotope-ratio mass spectrometer (ThermoQuest-Finnigan Delta Plus) (Thermo Fisher Scientific GmbH, Bremen, Germany) in the Laboratório de Ecologia Isotópica of the Centro de Energia Nuclear na Agricultura at Universidade de São Paulo. The standard adopted for C is Peedee Belemnite (PDB - a limestone rock from the Grand Canyon region, USA) and sugarcane and tropical soil were used as reference materials. Analytical error is 0.30 ‰ for ^{13}C , 0.15% for C, and 0.01% for N.

2.4.3 Statistical analyses

The normality of raw data and residues was tested using the Shapiro-Wilk W-test. The homoscedasticity of the variances was verified by the Barlett test.

Multiple comparisons between the treatments (i.e., Control, +N, ++N, and +++NI), regarding the sediment physicochemical properties and biotic and abiotic data, were evaluated using the Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA), using Euclidean distance matrix with 999 permutations after standardization of the data with the function "scale" (Anderson 2001). A Pearson correlation matrix was used to evaluate the

correlation between abiotic and biotic variables in order to eliminate highly correlated variables from the analyses ($r > 0.9$) (Supplementary Figure 1).

The study plots and the abiotic and biotic variables were ordered through Principal Component Analysis (PCA) to verify the environmental distance between treatments (Legendre and Legendre 2012).

Univariate comparisons of abiotic and biotic variables between treatments were performed using the one-way ANOVA F-test followed by *pos-hoc* Tukey HSD test. Comparisons of foliar attributes between native and invasive plants at the +++NI plots were tested using Student's t-test or the non-parametric Mann-Whitney U-test.

The variance inflation factor (VIF) values of the predictor variables were evaluated. Variables with $VIF > 20$ were excluded because they presented high collinearity. We conducted a redundancy analysis (RDA) to evaluate the effect of the selected abiotic factors ($\text{Sal}_{10} + \text{NH}_4^+\text{-N} + \text{NO}_3^-\text{-N}$) on the biotic variables that presented significant differences between treatments on univariate comparisons (BADT, foliar C:N and foliar $\delta^{13}\text{C}$) and also foliar N, which is an important foliar attribute. The statistical significance of the RDA axes and groupings were tested by the analysis of variance (ANOVA). A partial RDA (pRDA) was performed to evaluate the individual effect of each predictive abiotic variable on the set of response biotic variables (Legendre and Legendre 2012). The significance of the effect of each predictor variable on the response variables was tested by an analysis of variance (ANOVA).

All analysis was performed using the software R (R Core Team 2017) using the significance level of “ $p < 0.05$ ”.

3. Results

3.1 Physical and chemical properties of sediment

Sediment texture, the active and potential pH were similar among study plots. Concentrations of organic matter, available P, Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , and Mg^{2+} , as well as SEB and

CEC in sediment at 0–20 cm depth were also similar between the study plots (PERMANOVA, $F_{(3,4)}=1.6919$, $p=0.385$) (Supplementary Table 2).

3.2 Abiotic and biotic factors related to invasion

The abiotic variables (Sal10, Sal50, $\text{NH}_4^+\text{-N}$, $\text{NO}_3^-\text{-N}$, and Nmin) were significantly different between treatments (PERMANOVA, $F_{(3,14)}=10.088$, $p=0.001$). Similarly, biotic variables including foliar attributes (i.e., N concentrations, C:N ratios, and $\delta^{13}\text{C}$) and vegetation structure data (i.e., DBH, H, BALT, and BADT) also differed among treatments (PERMANOVA, $F_{(3,14)}=5.5376$, $p=0.012$). These abiotic and biotic variables were also consistently different among treatments on univariate comparisons, except for DBH, H and foliar N concentrations, which were similar among study plots (see Supplementary Table 3).

Because BADT and BALT were highly correlated, only BADT was used for PCA and further analyses (Supplementary Fig. 1).

The PCA axes of abiotic variables explained 89.9% of the total variance in the data set (Fig. 2A). Ordination axis 1 was negatively correlated to $\text{NO}_3^-\text{-N}$ concentrations and interstitial Sal10 and Sal50, which grouped Control and +N plots. The ordinations of +++NI plots was negatively correlated with the variables Sal10, Sal50, and $\text{NO}_3^-\text{-N}$. Ordination axis 2 was negatively correlated with the Nmin and $\text{NH}_4^+\text{-N}$ that grouped the ++N 2-4 plots, which presented the highest concentrations of these variables (Fig. 2A). The PCA axes of biotic variables accounted for 69.1% of the variance (Figure 2B). Ordination axis 1 indicated that the invaded areas subjected to high N inputs (+++NI plots) were positively correlated with the foliar $\delta^{13}\text{C}$ and N concentrations and with BADT, while were negatively correlated with foliar C:N ratios. The ordination of plots of Control, +N, and ++N was positively correlated with C:N and by the variables DAP and A (Fig. 2B).

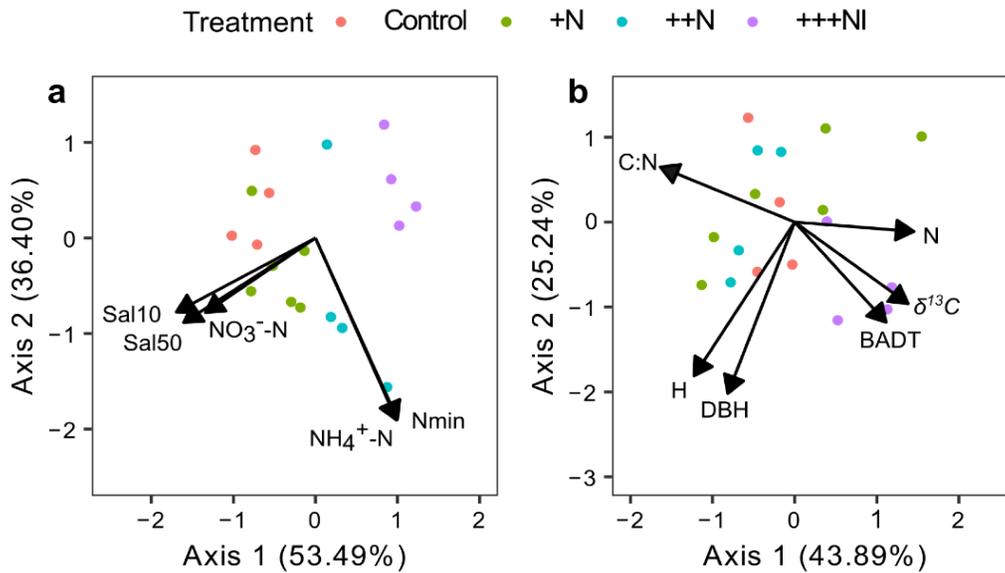


Fig. 2 Principal component analysis (PCA) of mangrove study plots according to abiotic (A) and biotic variables (B). Dots of different colors identify the treatments: non-invaded and non-N-enriched plots (Control), non-invaded plots subjected to medium (+N) and medium to high (++) N inputs, and invaded plots subjected to high N inputs (+++NI).

3.3 Influence of abiotic factors on invasion

Axes 1 and 2 of the RDA, accounting for the influence of abiotic on biotic variables, explained 37.57% of the total variance ($F_{(3,14)}=4.6744$, $p=0.001$) (Fig. 3). Axis 1 of the RDA explained 33.53% of the variance and the clusters were statistically significant ($F_{(1,14)}=11.9557$, $p=0.002$). RDA axis 1 was negatively correlated with interstitial Sal10 and foliar C:N ratios and positively correlated with BADT and foliar $\delta^{13}\text{C}$ and N concentrations. However, interstitial Sal10 was the only predictor variable that had significant influence on axis 1. RDA axis 2, on the other hand, was not significant ($F_{(1,14)}=1.4414$, $p=0.481$), explaining only 4.04% of the variance.

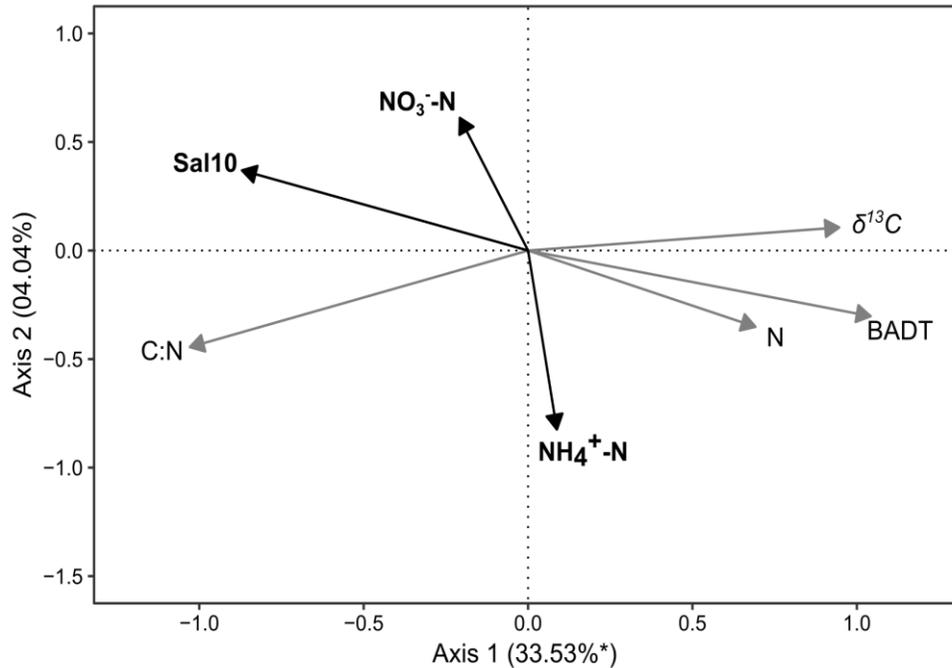


Fig. 3 Redundancy analysis (RDA) of the influence of abiotic on biotic factors associated with the invasion of aquatic macrophytes in mangrove areas in the Estuarine Lagoon-Complex of Cananeia-Iguape, southeastern Brazil. Black arrows indicate predictor variables and gray arrows indicate response variables.

Considering the individual influence of each predictor abiotic variable on the biotic variables related to the invasion (pRDA), Sal10 and NO_3^- -N exhibited the highest coefficients of determination (adjusted R^2) and significant p-values (Sal10: $R^2_{(\text{adj})}=0.422$, $F=11.443$, $p=0.001$; NO_3^- -N. $R^2_{(\text{adj})}=0.101$, $F= 6.3702$, $p=0.002$). The influence of NH_4^+ -N was not significant ($R^2_{(\text{adj})}=0.010$, $F=1.2704$, $p=0.306$).

3.4 Foliar attributes of native and invasive species

3.4.1 Foliar C:N ratios and N concentrations

Foliar C:N ratios of invasive aquatic macrophytes (mean \pm standard deviation) (15.4 ± 3.9) were lower compared to mangroves (22.5 ± 4.4) ($t_{(19)}=3.8489$, $p=0.001$) (Fig. 4A).

Foliar N concentrations of invasive species were higher (26.0 ± 5.3 g/kg) relative to mangrove species (15.0 ± 3.9 g/kg) ($t_{(19)}=-5.4938$, $p<0.001$) (Fig. 4B).

3.4.2 Foliar $\delta^{13}\text{C}$

The foliar $\delta^{13}\text{C}$ of mangrove species (-29.5 ± 1.2 ‰) was similar to C_3 invasive species (-29.7 ± 1.0 ‰). The foliar $\delta^{13}\text{C}$ of mangrove and C_3 invasive species were both significantly lower than C_4 invasive species (-12.7 ± 0.9 ‰) ($F=201.2$, $P<0.001$) (Fig 4C).

The foliar $\delta^{13}\text{C}$ of the dominant invasive species (C_3 and C_4 plants pooled together, $n = 6$) (median, and first and third quartiles) (-28.5 , -29.9 and -16.9 ‰) was similar to mangrove species (29.3 , -30.1 and 28.6 ‰) ($U = 48$, $p = 0.290$) (Fig. 4D).

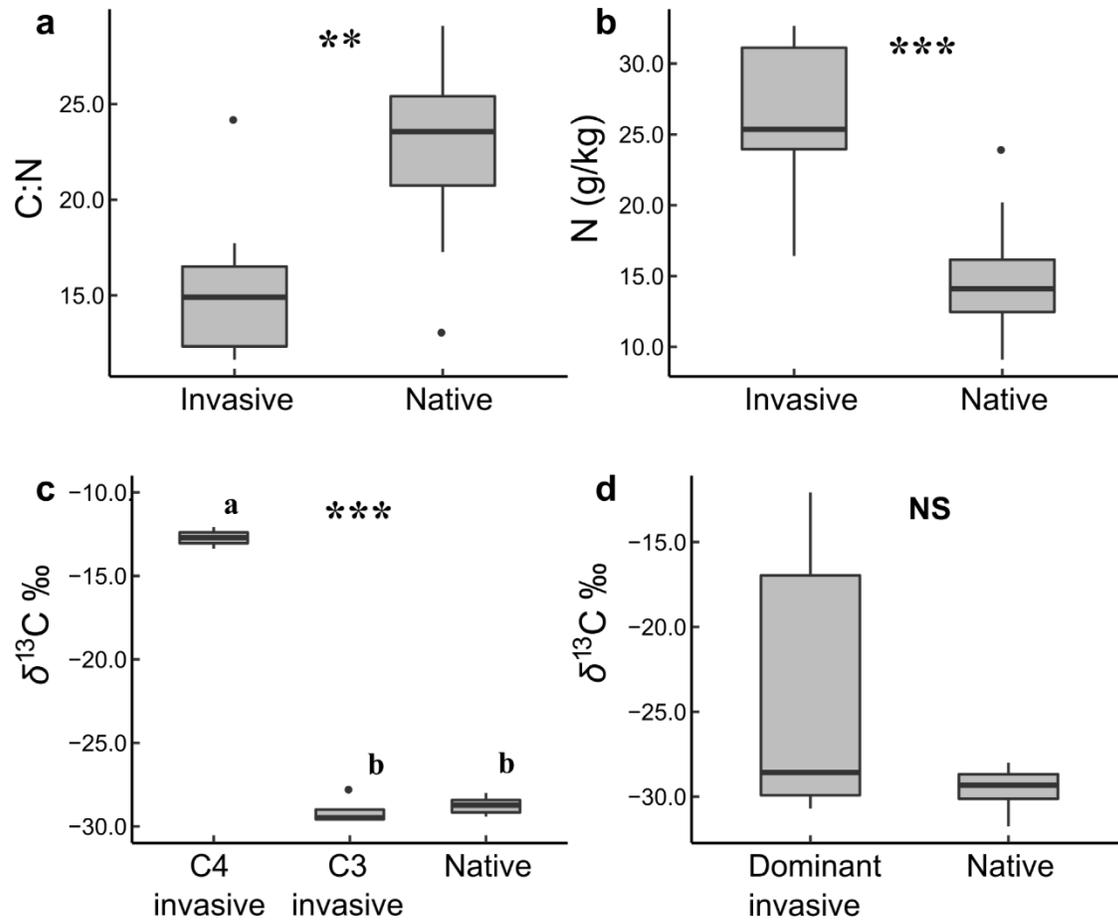


Fig. 4 Foliar attributes of native mangroves and invasive aquatic macrophytes at the study plots subjected to high N inputs (+++NI plots) in the Estuarine Lagoon-Complex of Cananeia-Iguape, southeastern Brazil, in July 2015. Panels include comparisons of foliar C:N (a), foliar N concentrations (g/kg) (b), and foliar $\delta^{13}\text{C}$ (‰) (c) between native (n=12) and invasive species (n=9). In panel d, the foliar $\delta^{13}\text{C}$ (‰) of mangroves (n=12) and the dominant invasive aquatic macrophytes (n=6) (C₃ and C₄ plants pooled together). Significance codes: p < 0.05 ‘*’, 0 ‘***’, 0.001 ‘***’, >0.05 ‘NS’. NS = no significant statistical difference. Different letters indicate significant statistical difference between native mangroves and invasive aquatic macrophytes.

4. Discussion

Many studies have addressed how human alterations of hydrological fluxes in the upstream watershed can modify environmental conditions in downstream mangrove forests (Dahdouh-Guebas et al. 2005; Röderstein et al. 2013). However, most of these studies reported alterations following the reduction of freshwater input into mangrove ecosystems,

leading to increased salinity, degradation of the mangroves and dominance by tolerant mangrove species (Gopal and Chauhan, 2006; Sathyanathan et al., 2014). Here, we evaluated impacts following the increase of freshwater inputs into mangrove forests in the northern sector (Iguape region) of the Estuarine-Lagoon Complex of Cananeia-Iguape. We found large alterations on the structure of native vegetation in response to invasion by aquatic macrophytes, in agreement with previous studies showing the marked sensibility of mangrove ecosystems to changes in the hydric regime (Lugo 1998; Zhang et al. 2012; Röderstein et al. 2013; Biswas et al. 2018).

The PCA analysis indicated the association between the invaded areas subjected to high N inputs (+++NI plots) with the concentrations of NO_3^- -N in the sediment, interstitial Sal10 and Sal50 and by the biotic variables ABTM, foliar $\delta^{13}\text{C}$, N foliar and foliar C:N. The RDA and pRDA analysis indicated that the biotic variables BADT, foliar N concentrations, C:N ratios and foliar $\delta^{13}\text{C}$ were influenced by interstitial salinity at 10 cm depth followed by NO_3^- -N concentrations in mangrove sediment. This suggests that biological invasion is mainly controlled by these variables at our study sites. The Valo Grande canal opening has facilitated the entrance of propagules and banks of aquatic macrophytes into the estuary and mangrove areas in the Iguape region. Our results suggest that a salinity reduction to 1.7 following excess freshwater inputs was the main factor contributing to the subsequent establishment and success of invasive aquatic macrophytes in these mangrove forests. These results add to previous studies that indicated high salinity as the main environmental filter preventing plant invasion into mangroves (Lugo 1998). The plants that do invade mangrove forests are usually able to tolerate high salinity to some extent (Biswas et al. 2018). For this reason, species like aquatic macrophytes would not be able to invade mangroves unless salinity was significantly reduced in these systems (Lugo 1998; Dahdouh-Guebas et al. 2005; Biswas et al. 2012; Ren et al. 2014). Accordingly, Röderstein et al. (2013) reported that a salinity reduction to 1.0–2.0 was the main factor leading to the success of the invasive aquatic macrophyte *Typha domingensis* Pers in mangroves on the Caribbean coast of Colombia.

Concentrations of NO_3^- -N in sediment were the second factor that mostly affected biological invasion at our study sites. It can be explained by the fact that nutrient

concentrations in sediment affect the growth of invasive species (Ren et al. 2014). For instance, while the occurrence of invasive species in mangroves and other coastal areas in south China was negatively correlated with sediment salinity, their biomass was positively correlated with total N content in sediments (Ren et al. 2014), underscoring the importance of N availability for the growth of invading species. The Valo Grande canal also carries excess N inputs from human activities in the upstream watershed, resulting in high N availability in mangrove sediment at the +++NI and ++N plots. Although, despite the ++N plots exhibited higher NO_3^- -N and mineral N concentrations in sediment relative to the +++NI plots, invasive species were not recorded inside the mangrove stands where the ++N plots were located. Because these stands were located closer to an open ocean inlet, salinity ranged from 13.0 to 20.0 at the ++N plots. The high salinity likely prevented the establishment of invasive species at these stands, despite propagules and floating banks of aquatic macrophytes being found in the surrounding estuarine waters. This highlights that salinity is the main factor controlling the establishment of invasive species at our study sites.

The co-occurrence of aquatic plants and mangroves has been found in ecotonal zones and bordering mangrove forests (Tomlinson 1986; Lugo 1998). The establishment and dominance of mangrove stands by invasive species, however, is a consequence of disturbance, which can result in negative effects on the native vegetation (Biswas et al. 2007, 2018). We observed large alterations on mangrove vegetation structure at the invaded plots (Cunha-Lignon et al. 2011; Cunha-Lignon and Menghini 2016). The ABTM data at the +++NI plots indicated high mangrove mortality (up 53% of basal area) compared to the others (up to 20%). In fact, the increasing mangrove mortality in mangrove areas close to the Valo Grande canal has been reported (e.g., Cunha-Lignon et al. 2015). This can be explained by the competitive advantage of aquatic macrophytes *versus* mangroves under low salinity and high N availability allowing the fast growth of invasive species (Dukes and Mooney 1999; Vilà and Weiner 2004; Bradley et al. 2010; Biswas et al. 2012, 2018; González-Muñoz et al. 2013; Gufu et al. 2018).

The higher foliar N concentrations and lower C:N ratios of aquatic macrophytes relative to mangroves suggested a higher N demand by the invasive species. Accordingly, we have also found that invasive aquatic macrophytes exhibit higher foliar $\delta^{15}\text{N}$ than

mangroves at the +++NI plots (Reis et al., unpublished data). Moreover, the lower NO_3^- -N concentrations in mangrove sediment at the +++NI plots compared to the others likely reflected a higher absorption of N by the invasive species, along with higher N losses to the atmosphere via denitrification as a consequence of excess inorganic N inputs and intensified N cycling (Reis et al. 2019). The differences in foliar N and C:N ratios between native and invasive species can also modify the quality of the organic matter in the sediment, which could also potentially affect N and C pools and cycling in the system (Lee et al., 2017; Liao et al., 2008; Lu et al., 2014). Further studies are needed to evaluate the consequences of biological invasions to the functioning of these mangrove forests.

Mangrove trees have C_3 photosynthesis pathways, the invasive species exhibited predominantly C_3 but also a few C_4 photosynthesis pathways reflecting a change in the acquisition of C. For this reason, we observed a greater variability in foliar $\delta^{13}\text{C}$ of invasive than native species at the +++NI plots. Due to the occurrence of C_3 and C_4 invasive photosynthetic plants and the similarity between the foliar $\delta^{13}\text{C}$ values of the C_3 invasive and native species, this attribute was not a good indicator for differentiating native mangroves and invasive aquatic macrophytes in the case of this study.

In summary, the abiotic factors interstitial Sal10 and NO_3^- -N concentrations in sediment facilitated the invasion in mangrove areas. We also verified the higher foliar N concentrations and lower foliar C:N ratios of invasive relative to native plants, possibly reflecting a greater N demand and assimilation of N by invasive plants. The combination of these abiotic and biotic factors and the competitive interactions of the native and invasive community have resulted in the dominance of invasive species in the mangrove understory and the high mortality of mangrove trunks (BADT) in the invaded plots. Additionally, we did not observe the occurrence of young mangrove individuals at the invaded plots, likely as a consequence of the dense biomass of invasive plants that forms a physical barrier to the dispersion of mangrove propagules, thus affecting the recruitment and succession of mangroves (Cunha-Lignon et al. 2011; Biswas et al. 2012, 2018).

Considering that most plant invasions in mangroves result from changes in abiotic conditions as a result of disturbances (Biswas et al. 2018) and that these changes may be difficult to reverse (Bradley et al. 2010), management efforts should be focused on the major

disturbance factors that control invasion for promoting restoration of abiotic conditions and recolonization of native species (Röderstein et al. 2013). In the case of this study, the rehabilitation of regional hydrological conditions coupled with the reduction of excess nutrient inputs, especially of N, should be the first step in the management of invasion by aquatic macrophytes in the ELC of Cananeia-Iguape.

5. Conclusions

The alterations of freshwater flow and abiotic changes verified in the north sector of the ELC of Cananeia-Iguape were determinant for the species of aquatic macrophytes overcoming the geographic and environmental barriers, allowing their expansion and dominance in mangrove ecosystems.

We found that interstitial Sal10 followed by NO_3^- -N concentrations in sediment were the main abiotic factors associated with the occurrence of invasive aquatic macrophytes in the studied mangrove areas. Moreover, invasive species had higher foliar N concentrations as well as lower C:N ratios compared to native species. The impact of the invasion on the native community was evidenced by the high mangrove mortality in the invaded areas. In addition, changes in attributes related to N demand by invasive plants such as foliar C:N and N concentrations may have long term implications for organic matter dynamics and C and N cycling through the input of plant materials with high N concentrations into the sediment in the invaded areas. Further studies are needed to evaluate the effects of biological invasion on C and N stocks and cycling in mangroves.

Thus, reduction of salinity and increased N availability in the sediment allied to the functional attributes of the invaders related to the high N demand allowed the occurrence and success of the aquatic macrophytes in the mangrove. The maintenance of mangrove ecosystems in the invaded areas near the mouth of the Valo Grande is a relevant topic due to the alarming high mortality observed and the many important ecosystem services that mangroves provide.

Acknowledgments

We would like to thank the Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio - Brazil) and the Instituto Florestal (Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo, Brazil) for the permissions to conduct this study in the Cananeia-Iguape-Peruibe Protection Area [Processes 37339 and 47365] and the Cardoso Island State Park [Processes 260108-003.838/2010 and 260108-012.547/2014], respectively. We are also thankful to Marcos Bornschein for identifying the species of aquatic macrophytes, and to João Paulo Sena Souza for providing the map of the study area.

Funding: This work was supported by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior CAPES – Brazil [001 to J.A.G.S and 1422671 to C.R.G.R]; the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico CNPq – Brazil [445418/2014-1 to M.C-L]; the Fundação Grupo O Boticário, edital Bio&Clima Lagamar [BL0006_2012_1 to M.C-L.].

6. References

- Alongi DM (2002) Present state and future of the world's mangrove forests. *Environ Conserv* 29:331–349. doi: <https://doi.org/10.1017/S0376892902000231>
- Alongi DM (2012) Carbon sequestration in mangrove forests. *Carbon Manag* 3:313–322. doi: [10.4155/cmt.12.20](https://doi.org/10.4155/cmt.12.20)
- Alongi DM (2014) Carbon Cycling and Storage in Mangrove Forests. *Ann Rev Mar Sci* 6:195–219. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010213-135020>
- Alongi DM (2018) Impact of Global Change on Nutrient Dynamics in Mangrove Forests. *Forests* 9:1–13. doi: [https://10.3390/f9100596](https://doi.org/10.3390/f9100596)
- Alvares CA, Stape L, Sentelhas PC, et al (2014) Koppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Zeitschrift* 22:711–728. doi: <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol* 26:32–46. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
- Asthan IW, Hyatt LA, Howe KM, et al (2005) Invasive species accelerate decomposition and litter nitrogen loss in a mixed deciduous forest. *Ecol Appl* 15:1263–1272. doi: [10.1890/04-0741](https://doi.org/10.1890/04-0741)
- Besnard W (1950) Considerações gerais em torno da região lagunar de Cananéia-Iguape. *Bol do Inst Paul Oceanogr* 1:9–26
- Biswas SR, Biswas PL, Limon SH, et al (2018) Plant invasion in mangrove forests worldwide. *For Ecol Manage* 429:480–492. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.046>
- Biswas SR, Choudhury JK, Nishat A, Rahman MM (2007) Do invasive plants threaten the Sundarbans mangrove forest of Bangladesh? *For Ecol Manage* 245:1–9. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.02.011>
- Biswas SR, Khan SI, Mallik AU (2012) Invaders' control on post-disturbance succession in coastal mangroves. *J Plant Ecol* 5:157–166. doi: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtr050>
- Bouillon S, Borges A V., Castañeda-Moya E, et al (2008a) Mangrove production and carbon sinks: A revision of global budget estimates. *Global Biogeochem Cycles* 22:1–12. doi: [10.1029/2007GB003052](https://doi.org/10.1029/2007GB003052)
- Bouillon S, Borges A V., Castañeda-Moya E, et al (2008b) Mangrove production and carbon sinks: A revision of global budget estimates. *Global Biogeochem Cycles* 22:1–12. doi: [10.1029/2007GB003052](https://doi.org/10.1029/2007GB003052)
- Bouyoucos GJ (1932) Studies on the dispersion procedure used in the hydrometer method for making mechanical analysis of soil. *Soil Sci* 6:21–26
- Bradley BA, Blumenthal DM, Wilcove DS, Ziska LH (2010) Predicting plant invasions in an era of global change. *Trends Ecol Evol* 25:310–318. doi: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.05.005>

<http://doi.org/10.1016/j.tree.2009.12.003>

- Byers JE, Cuddington K, Jones CG, et al (2006) Using ecosystem engineers to restore ecological systems. *Trends Ecol Evol* 21:493–500. doi: 10.1016/j.tree.2006.06.002
- Chambers PA, Canada E, Lacoul P (2008) Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. *Hydrobiologia* 595:. doi: 10.1007/978-1-4020-8259-7
- Chen Y, Chen G, Ye Y (2015) Coastal vegetation invasion increases greenhouse gas emission from wetland soils but also increases soil carbon accumulation. *Sci Total Environ* 526:19–28. doi: 10.1016/j.scitotenv.2015.04.077
- Cheng X, Chen J, Luo Y, et al (2008) Assessing the effects of short-term *Spartina alterniflora* invasion on labile and recalcitrant C and N pools by means of soil fractionation and stable C and N isotopes. *Geoderma* 145:177–184. doi: 10.1016/j.geoderma.2008.02.013
- Craine JM, Brookshire ENJ, Cramer MD, et al (2015) Ecological interpretations of nitrogen isotope ratios of terrestrial plants and soils. 1–26. doi: 10.1007/s11104-015-2542-1
- Cunha-Lignon M, Almeida RDE, Galvani E, et al (2015) Monitoramento de manguezais: abordagem integrada frente às alterações ambientais. In: *Anais do VIII Congresso Brasileiro de Unidades de Conservação - Trabalhos Técnicos* (pp. 1–17).
- Cunha-Lignon M, Kampel M, Menghini RP, et al (2011) Mangrove Forests Submitted to Depositional Processes and Salinity Variation Investigated using satellite images and vegetation structure surveys. *J Coast Res* 1:344–348. doi: <https://doi.org/10.1080/01431161.2011.641511>
- Cunha-Lignon M, Menghini RP (2016) Invasive species of aquatic macrophytes affecting mangrove forests structure and conservation in protected areas. In: *Mangrove and Macrobenthos Meeting 4 Abstract Book*. St. Augustine, Florida, p 85
- Dahdouh-Guebas F, Hettiarachchi S, Lo Seen D, et al (2005) Transitions in ancient inland freshwater resource management in Sri Lanka affect biota and human populations in and around coastal lagoons. *Curr Biol* 15:579–586. doi: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.01.053>
- Donato DC, Kauffman JB, Murdiyarso D, et al (2011) Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics. *Nat Geosci* 4:293–297. doi: <https://doi.org/10.1038/ngeo1123>
- Duke NC, Meynecke J-O, Dittmann S, et al (2007) A World Without Mangroves? *Science* (80-) 317:41–43. doi: 10.1126/science.317.5834.41b
- Dukes JS, Mooney HA (1999) Does global change increase the success of biological invaders? *Trends Ecol. Evol.* 14:135–139
- Ehleringer JR, Buchmann N, Flanagan LB (2000) Carbon isotope ratios in belowground carbon cycle processes. *Ecol Appl* 10:412–422. doi: [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0412:CIRIBC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0412:CIRIBC]2.0.CO;2)
- Ehrenfeld JG (2010) Ecosystem Consequences of Biological Invasions. *Annu Rev Ecol*

- Evol Syst 41:59–80. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-102209-144650
- Ehrenfeld JG (2003) Effects of Exotic Plant Invasions on Soil Nutrient Cycling Processes. *Ecosystems* 6:503–523. doi: 10.1007/s10021-002-0151-3
- Embrapa (1997) *Manual de Métodos de Análise de Solo*, 2. ed. rev. EMBRAPA, Rio de Janeiro
- Embrapa (2009) *Manual de análises químicas de solos , plantas e fertilizantes*, 2. ed. rev. EMBRAPA, Brasília-DF
- Feng J, Zhou J, Wang L, et al (2017) Effects of short-term invasion of *Spartina alterniflora* and the subsequent restoration of native mangroves on the soil organic carbon, nitrogen and phosphorus stock. *Chemosphere* 184:774–783. doi: 10.1016/j.chemosphere.2017.06.060
- González-Muñoz N, Castro-Díez P, Parker IM (2013) Differences in nitrogen use strategies between native and exotic tree species: Predicting impacts on invaded ecosystems. *Plant Soil* 363:319–329. doi: <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1329-x>
- Gopal B, Chauhan M (2006) Biodiversity and its conservation in the Sundarban. *Aquat Sci* 68:338–354. doi: <https://doi.org/10.1007/s00027-006-0868-8>
- Greweling T, Peech M (1960) *Chemical soil tests*. Cornell University Agricultural Experiment Station, New York State College of Agriculture, Ithaca
- Gufu GD, Manea A, Vorreiter L, Leishman MR (2018) Do invasive exotic and native freshwater plant species respond similarly to low additional nitrate doses? *Aquat Bot* 151:1–8. doi: <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2018.07.007>
- Hamilton SE, Casey D (2016) Creation of a high spatio-temporal resolution global database of continuous mangrove forest cover for the 21st century (CGMFC-21). *Glob Ecol Biogeogr* 25:729–738. doi: 10.1111/geb.12449
- IBGE (2010) Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Censo Demográfico
- III APG (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants : APG III. *Bot J Linn Soc* 161:105–121. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>
- Ingram RL (1971) Sieve analysis. In: CARVER RE (ed. . (ed) *Procedures in Sedimentary Petrology*. pp 49–69
- Jimenez JA, Lugo AE, Cintron G, et al (2012) Tree Mortality in Mangrove Forests in Mangrove Forests ' Tree Mortality. *Assoc Trop Biol Conserv* 17:177–185
- Kramer TD, Warren RJ, Tang Y, Bradford MA (2012) Grass Invasions Across a Regional Gradient are Associated with Declines in Belowground Carbon Pools. *Ecosystems* 15:1271–1282. doi: 10.1007/s10021-012-9583-6
- Kristensen E, Bouillon S, Dittmar T, Marchand C (2008) Organic carbon dynamics in mangrove ecosystems: A review. *Aquat Bot* 89:201–219. doi: 10.1016/j.aquabot.2007.12.005

- Lee MR, Bernhardt ES, van Bodegom PM, et al (2017) Invasive species' leaf traits and dissimilarity from natives shape their impact on nitrogen cycling: a meta-analysis. *New Phytol* 213:128–139. doi: <https://doi.org/10.1111/nph.14115>
- Lee SY, Primavera JH, Dahdouh-guebas F, et al (2014) Ecological role and services of tropical mangrove ecosystems : a reassessment. 726–743. doi: <https://doi.org/10.1111/geb.12155>
- Legendre P, Legendre L (2012) *Numerical Ecology*, 3^a ed. Elsevier, Amsterdam
- Liao C, Luo Y, Jiang L, et al (2007) Invasion of *Spartina alterniflora* Enhanced Ecosystem Carbon and Nitrogen Stocks in the Yangtze. *Ecosystems* 1351–1361. doi: 10.1007/s10021-007-9103-2
- Liao C, Peng R, Luo Y, et al (2008) Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion : a meta-analysis. *New Phytol* 117:706–714. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02290.x>
- Lu W, Yang S, Chen L, et al (2014) Changes in carbon pool and stand structure of a native subtropical mangrove forest after inter-planting with exotic species *Sonneratia apetala*. *PLoS One* 9:1–8. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091238>
- Lugo AE (1998) Mangrove Forests : a Tough System to Invade but an Easy one to Rehabilitate. *Mar Pollut Bull* 37:427–430. doi: [http://doi.org/10.1016/S0025-326X\(98\)00120-9](http://doi.org/10.1016/S0025-326X(98)00120-9)
- Mack RNC, Simberloff D, Lonsdale WM, et al (2000) Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences and Control. *Issues Ecol* 4:1–12. doi: [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0689:BICEGC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0689:BICEGC]2.0.CO;2)
- Mahiques M de M, Burone L, Figueira RCL, et al (2009) Anthropogenic influences in a lagoonal environment: A multiproxy approach at the valo grande mouth, Cananéia-Iguape system (SE Brazil). *Brazilian J Oceanogr* 57:325–337. doi: <https://doi.org/10.1590/S1679-87592009000400007>
- Mahiques MM, Figueira RCL, Salaroli AB, et al (2013) 150 years of anthropogenic metal input in a Biosphere Reserve: The case study of the Cananéia-Iguape coastal system, Southeastern Brazil. *Environ Earth Sci* 68:1073–1087. doi: <https://doi.org/10.1007/s12665-012-1809-6>
- Mao Z, Lai M, Zhao Z, Yang X (2011) Effect of invasion plants (*Mikania micrantha* H. B. K.) on carbon stock of mangrove ecosystem in Shenzhen Bay. *Ecol Environ Sci* 20:1813–1818
- Medeiros TCC, Sampaio EVSB (2008) Allometry of aboveground biomasses in mangrove species in Itamaraca. 323–330. doi: 10.1007/s11273-007-9069-z
- Meier M (1991) *Nitratbestimmung in Boden-Proben (N-min-Methode)*. LaborPraxis, Berlin
- Pieterse AH, Murphy KJ (1993) *Aquatic Weeds*, 2nd Editio. Oxford University Press, Oxford, UK

- Pyšek P, Jarošík V, Hulme PE, et al (2012) A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: The interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Glob Chang Biol* 18:1725–1737. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02636.x>
- R Core Team (2017) R: A Language and Environment for Statistical Computing
- Reis CRG, Nardoto GB, Oliveira RS (2017a) Global overview on nitrogen dynamics in mangroves and consequences of increasing nitrogen availability for these systems. *Plant Soil* 1–19. doi: [10.1007/s11104-016-3123-7](https://doi.org/10.1007/s11104-016-3123-7)
- Reis CRG, Nardoto GB, Rochelle ALC, et al (2017b) Nitrogen dynamics in subtropical fringe and basin mangrove forests inferred from stable isotopes. *Oecologia* 183:841–848. doi: <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3789-9>
- Reis CRG, Reed SC, Oliveira RS, Nardoto GB (2019) Isotopic Evidence that Nitrogen Enrichment Intensifies Nitrogen Losses to the Atmosphere from Subtropical Mangroves. *Ecosystems*. doi: <https://doi.org/10.1007/s10021-018-0327-0>
- Ren H, Guo Q, Liu H, et al (2014) Patterns of Alien Plant Invasion across Coastal Bay Areas in Southern China. *J Coast Res* 30:448–455. doi: <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-13-00096.1>
- Röderstein M, Hauffe T, Schnetter M-L, et al (2013) Long-term vegetation changes in a tropical coastal lagoon system after interventions in the hydrological conditions. *Aquat Bot* 113:19–31. doi: <http://doi.org/10.1016/j.aquabot.2013.10.008>
- Sathyanathan R, Thattai D, Selvam V (2014) The Coleroon river flow and its effect on the Pichavaram mangrove ecosystem. *J Coast Conserv* 18:309–322. doi: <https://doi.org/10.1007/s11852-014-0313-4>
- Schaeffer-Novelli Y, Cintrón-Molero G, Soares MLG, De-Rosa T (2000) Brazilian mangroves. *Aquat Ecosyst Health Manag* 3:561–570. doi: <https://doi.org/10.1080/14634980008650693>
- Schaeffer-Novelli Y, Cintrón G (1986) Guia para estudo de áreas de manguezal. Estrutura, função e flora
- Schaeffer-Novelli Y, Mesquita H de SL, Cintrón-Molero G (1990) The Cananéia Lagoon Estuarine System, São Paulo, Brazil. *Estuaries* 13:193–203
- Schaeffer-Novelli Y, Vale CC do, Cintrón G (2015) Monitoramento do ecossistema manguezal: estrutura e características funcionais. In: Books S (ed) *Protocolos para o monitoramento de habitats bentônicos costeiros – Rede de Monitoramento de Habitat Bentônicos Costeiros – ReBentos*. Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, São Paulo, pp 62–80
- Siikamäki J, Sanchirico JN, Jardine SL (2012) Global economic potential for reducing carbon dioxide emissions from mangrove loss. *PNAS* 109:. doi: [10.1073/pnas.1200519109](https://doi.org/10.1073/pnas.1200519109)
- Soares MLG, Estrada GCD, Fernandez V, Tognella MMP (2012) Southern limit of the

- Western South Atlantic mangroves: Assessment of the potential effects of global warming from a biogeographical perspective. *Estuar Coast Shelf Sci* 101:44–53. doi: 10.1016/j.ecss.2012.02.018
- Spalding M, Kainuma M, Collins L (2010) *World Atlas of Mangroves*. Earthscan, London
- Steffen W, Richardson K, Rockström J, et al (2015) Comment on “planetary boundaries: Guiding human development on a changing planet.” *Science* (80-) 348:1217–c. doi: 10.1126/science.aaa9629
- Strickland MS, Devore JL, Maerz JC, Bradford MA (2010) Grass invasion of a hardwood forest is associated with declines in belowground carbon pools. *Glob Chang Biol* 16:1338–1350. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02042.x
- Sutton MA, Mason KE, Sverdrup LJS, et al (2014) *Nitrogen Deposition Critical Loads and Biodiversity*. Springer, Dordrecht, Netherlands
- Tomlinson P. (1986) *The Botany of Mangroves*. Cambridge University Press, New York
- Valiela I, Bowen JL, York JK (2001) Mangrove Forests: One of the World’s Threatened Major Tropical Environments. *Bioscience* 51:807. doi: [http://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0807:MFOOTW\]2.0.CO;2](http://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0807:MFOOTW]2.0.CO;2)
- Van Kleunen M, Weber E, Fischer M (2010) A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecol Lett* 13:235–245. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01418.x>
- van Lavieren H Van, Spalding M, Alongi DM, et al (2012) *Securing the future of mangroves*. United Nations University, Hamilton
- Veldkamp E (1994) Organic Carbon Turnover in Three Tropical Soils under Pasture after Deforestation. *Soil Sci Soc Am J* 58:175. doi: 10.2136/sssaj1994.03615995005800010025x
- Vila M, Espinar JL, Hejda M, et al (2011) Ecological impacts of invasive alien plants : a meta-analysis of their effects on species , communities and ecosystems. *Ecol Lett* 14:702–708. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>
- Vilà M, Weiner J (2004) Are invasive plant species better competitors than native plant species? - Evidence from pair-wise experiments. *Oikos* 105:229–238
- Vitousek PM, D’Antonio CM, Loope LL, Westbrooks R (1996) Biological invasions as global environmental change. *Am Sci* 84:218–228
- Wang M, Wang Q, Sha C, Chen J (2018) *Spartina alterniflora* invasion affects soil carbon in a C3plant-dominated tidal marsh. *Sci Rep* 8:1–11. doi: 10.1038/s41598-017-19111-1
- Wetzel RG (2001) *Limnology: Lake and River Ecosystems*, 3rd edn. Academic Press, San Diego, California
- Woodroffe CD, Rogers K, McKee KL, et al (2016) Mangrove Sedimentation and Response to Relative Sea-Level Rise. *Ann Rev Mar Sci* 8:243–266. doi: 10.1146/annurev-

marine-122414-034025

- Yang W, An SQ, Zhao H, et al (2015) Labile and Recalcitrant Soil Carbon and Nitrogen Pools in Tidal Salt Marshes of the Eastern Chinese Coast as Affected by Short-Term C₄ Plant *Spartina alterniflora* Invasion. *Clean - Soil, Air, Water* 43:872–880. doi: 10.1002/clen.201300846
- Zhang Y, Ding W, Luo J, Donnison A (2010) Changes in soil organic carbon dynamics in an Eastern Chinese coastal wetland following invasion by a C₄ plant *Spartina alterniflora*. *Soil Biol Biochem* 42:1712–1720. doi: 10.1016/j.soilbio.2010.06.006
- Zhang Y, Huang G, Wang W, et al (2012) Interactions between mangroves and exotic *Spartina* in an anthropogenically disturbed estuary in southern China. *Ecology* 93:588–597. doi: <https://doi.org/10.1890/11-1302.1>

Supplementary Material – Capítulo 1

Supplementary Table 1 General features of mangrove forests in the study plots in the Estuarine-Lagoon Complex of Cananeia-Iguape, southeastern Brazil, in July 2015

Plot	Features
Control 1	young fringe dominated by <i>Rhizophora mangle</i> on Cardoso Island
Control 2	mature fringe of greater structural development dominated by <i>R. mangle</i> on Cardoso Island
Control 3	early successional fringe dominated by <i>Laguncularia racemosa</i> on Cananeia Island
Control 4	mature fringe of greater structural development dominated by <i>Avicennia schaueriana</i> on Cananeia Island
+N 1	young fringe dominated by <i>L. racemosa</i> on Comprida Island
+N 2	mature fringe of greater structural development dominated by <i>R. mangle</i> on Comprida Island
+N 3	young fringe dominated by <i>L. racemosa</i> on Comprida Island
+N 4	young fringe dominated by <i>L. racemosa</i> on Comprida Island
+N 5	early successional fringe dominated by <i>A. schaueriana</i> on Comprida Island
+N 6	mature fringe of greater structural development dominated by <i>A. schaueriana</i> on Comprida Island
++N 1	young fringe dominated by <i>L. racemosa</i> in the Icapara inlet
++N 2	mature fringe of greater structural development dominated by <i>A. schaueriana</i> in the Icapara inlet
++N 3	young fringe dominated by <i>R. mangle</i> in the Icapara inlet
++N 4	mature fringe of greater structural development dominated by <i>R. mangle</i> in the Icapara inlet
+++NI 1	mature fringe dominated by <i>L. racemosa</i> and invaded by aquatic macrophytes at the Valo Grande canal mouth
+++NI 2	mature fringe dominated by <i>L. racemosa</i> and invaded by aquatic macrophytes at the Valo Grande canal mouth
+++NI 3	mature fringe dominated by <i>L. racemosa</i> and invaded by aquatic macrophytes at the Valo Grande canal mouth
+++NI 4	mature fringe dominated by <i>L. racemosa</i> and invaded by aquatic macrophytes at the Valo Grande canal mouth

“Control” = non-invaded and non-N-enriched reference plots; “+N” = non-invaded plots subjected to medium N inputs; “++N” = non-invaded plots subjected to medium to high N inputs, and “+++NI” = invaded plots subjected to high N inputs. Early successional stands had a mean diameter at the breast height (DBH) of about 2 cm and mean height (H) between 1 and 2 m; young stands had a mean DBH of about 3 cm and mean H between 3 and 5 m; mature stands of greater structural development had a mean DBH \geq 10 cm and mean H of about 10 m.

Supplementary Table 2 Physical and chemical properties of sediment at 0–20 cm depth from mangrove study sites in the Estuarine Lagoon-Complex of Cananeia-Iguape, State of São Paulo, Brazil, in July 2015

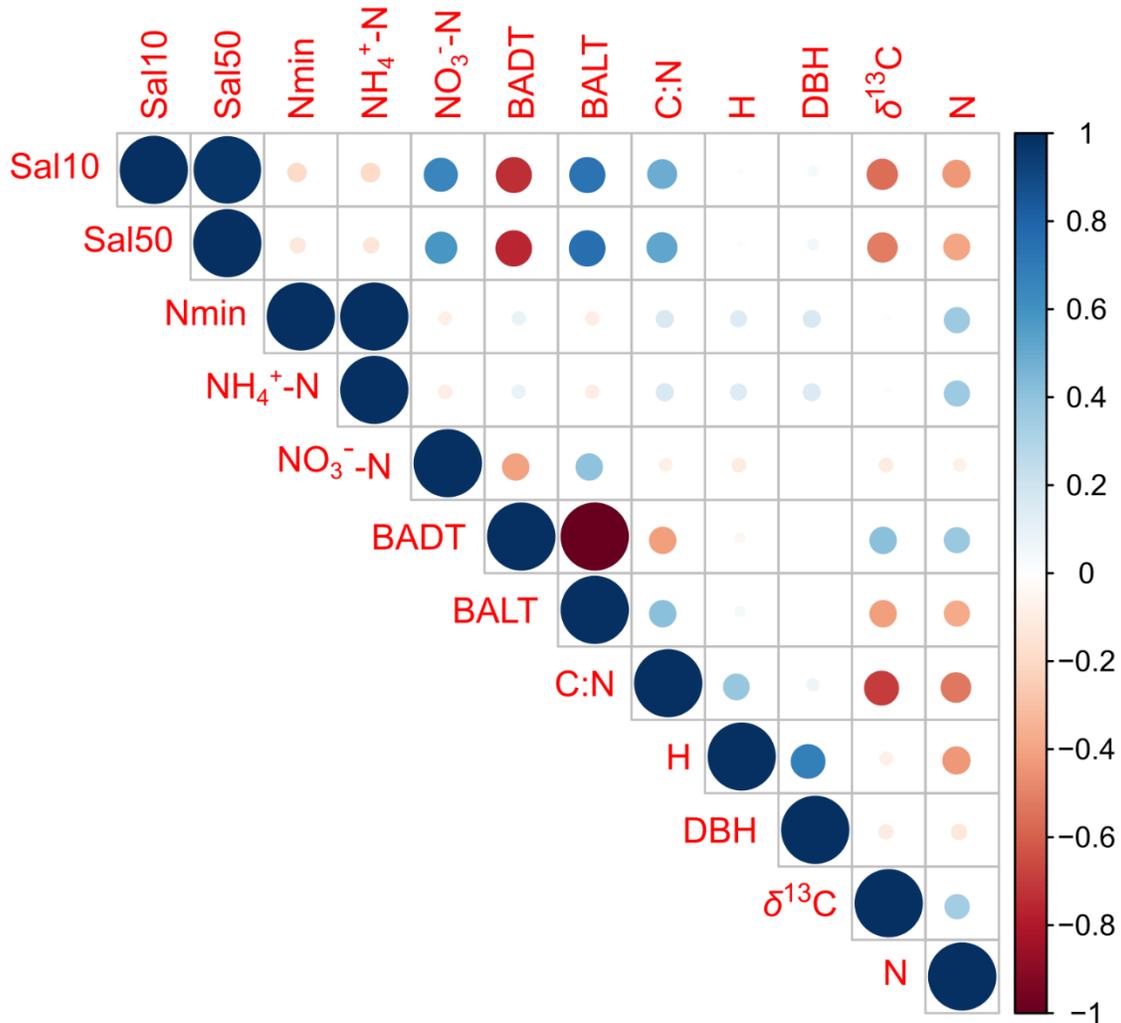
Properties	Control		+N		++N		+++NI	
	1-2	3-4	1-2	3-6	1-2	3-4	1-2	3-4
sand (%)	77	85	76	35	60	74	25	87
silt (%)	10	13	21	50	22	11	46	10
clay (%)	13	2	3	15	18	15	29	3
texture class	SaLo	LoSa	LoSa	SiLo	SaLo	SaLo	ClLo	Sa
pH _{H2O}	4.9	5.4	4.8	4.3	3.7	5.5	4.4	5.1
pH _{KCl}	4.6	4.9	4.1	3.8	3.5	5.1	4.1	4.6
OM (g.kg)	82	127	170	139	150	75	124	21
available P (mg.kg)	52	19	25	37	34	41	31	15
K ⁺ (mmolc.kg)	8.9	5.3	3.8	2.9	37.5	22.6	50.6	6.4
Ca ²⁺ (mmolc.kg)	40	43	48	52	113	108	133	18
Mg (mmolc.kg)	75	75	72	58	231	139	236	54
Na ⁺ (mmolc.kg)	164	120	51	19	839	559	806	110
Al ³⁺ (mmolc.kg)	1	<0.1	5	20	26	<0.1	2	<0.1
SEB (mmolc.kg)	287.9	243.3	174.8	131.9	1220.5	828.6	1225.6	188.4
CEC (mmolc.kg)	325	282	256	264	1313	198	1363	861

“Control” = non-invaded and non-N-enriched reference mangrove sites; “+N” = non-invaded mangrove sites subjected to medium N inputs; “++N” = non-invaded mangrove sites subjected to high N inputs, and “+++NI” = invaded mangrove sites subjected to high N inputs. SaLo = sandy loam, LoFSa = loamy fine sand, SiLo = silt loam, ClLo = clay loam, FSa = fine sand, OM = organic matter, SEB = sum of exchangeable bases, and CEC = cation exchange capacity.

Supplementary Table 3 Mean and standard deviation values of abiotic and biotic variables and variance analysis (ANOVA) for each variable as a function of study treatments in the Estuarine-Lagoon Complex of Cananeia-Iguape, southeastern Brazil, in July 2015

Variables		Control	+N	++N	+++NI	Statistic	
						F _(3,14)	p
Abiotic	Sal10	25.7 ± 1.3	24.5 ± 2.7	17.2 ± 3.4	1.7 ± 1.7	86.5	<0.001
	Sal50	29.1 ± 1.2	25.2 ± 1.6	21.7 ± 4.6	3.2 ± 1.5	85.4	<0.001
	Nmin (mg/l)	12.5 ± 4.8	21.2 ± 5.9	31.4 ± 14.4	22.5 ± 6.2	3.42	0.047
	NH ₄ ⁺ -N (mg/l)	12.2 ± 4.7	20.9 ± 5.9	31.3 ± 14.4	22.4 ± 6.2	3.47	0.045
	NO ₃ ⁻ -N (mg/l)	0.2 ± 0.1	0.2 ± 0.1	0.1 ± 0.0	0.1 ± 0.0	5.86	0.008
Biotic	BADT (%)	6.9 ± 6.6	6.9 ± 6.5	7.3 ± 9.11	34.6 ± 20.2	6.03	0.007
	BALT (%)	93.0 ± 6.6	93.1 ± 6.5	92.7 ± 9.11	65.4 ± 20.2	6.03	0.007
	Foliar C:N	26.0 ± 3.6	25.1 ± 6.4	31.6 ± 2.3	19.0 ± 1.06	13.3 ^a	<0.001^a
	Foliar δ ¹³ C	-29.7 ± 1.74	-29.8 ± 1.1	-30.6 ± 1.35	-27.6 ± 1.15	3.49	0.044
	Foliar N (g/kg)	17.6 ± 2.2	19.2 ± 4	19.8 ± 2.0	20.9 ± 1.43	0.915	0.459
	H (m)	5.52 ± 1,6	5.21 ± 3.1	6.39 ± 1.9	5.80 ± 1.76	0.22	0.881
	DBH (cm)	7.26 ± 3.4	5.88 ± 4.1	7.02 ± 3.5	6.70 ± 1.0	0.16	0.919

The degrees of freedom of the foliar C:N ANOVA was F (3,12) because two outliers were excluded from the analysis^a. “Control” = non-invaded and non-N-enriched reference mangrove sites; “+N” = non-invaded mangrove sites subjected to medium N inputs; “++N” = non-invaded mangrove sites subjected to high N inputs, and “+++NI” = invaded mangrove sites subjected to high N inputs. P-values indicating significant statistical differences between treatments are highlighted in bold (p < 0.05). Sal10 = porewater salinity at 10 cm depth; Sal50 = porewater salinity at 50 cm depth; Nmin = N mineral in sediment NH₄⁺-N = concentrations of ammonium nitrogen in sediment; NO₃⁻-N = concentrations of nitrate nitrogen in sediment; BADT = basal area of dead mangrove trunks; BALT = basal area of live mangrove trunks; C:N = carbon:nitrogen ratio; H = mangrove height; DBH = mangrove diameter at breast height; δ¹³C = foliar carbon isotopic signature, and N = foliar N concentrations.



Supplementary Figure 1 Correlation matrix of abiotic and biotic variables from mangrove study sites in the Estuarine-Lagoon of Cananeia-Iguape, southeastern Brazil, in July 2015. Sal10 = porewater salinity at 10 cm depth; Sal50 = porewater salinity at 50 cm depth; Nmin = N mineral in sediment; NH₄⁺-N = concentrations of ammonium nitrogen in sediment; NO₃⁻-N = concentrations of nitrate nitrogen in sediment; BADT = basal area of dead mangrove trunks; BALT = basal area of live mangrove trunks; C:N = carbon:nitrogen ratio; H = mangrove height; DBH = mangrove diameter at breast height; δ¹³C = foliar carbon isotopic signature, and N = foliar N concentrations.

Capítulo 2. Estoques de carbono e nitrogênio no sedimento e estrutura da vegetação nativa em manguezais subtropicais sob invasão biológica

Resumo

A invasão biológica de plantas pode impactar a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas com potencial de alterar na dinâmica de matéria orgânica no sedimento em sistemas de manguezal. Contudo, ainda não há um consenso sobre a influência (direção e a magnitude) da invasão de plantas nos estoques de C e N. Nesse sentido, o objetivo do estudo foi avaliar os estoques de C e N no sedimento e a estrutura da vegetação nativa em áreas de manguezal invadidas por macrófitas aquáticas no setor norte do Complexo Estuarino Lagunar de Cananéia-Iguape, sudeste do Brasil. Para tanto, testamos as hipóteses: (i) áreas de manguezal invadidas apresentam contribuição de fontes C₄ na matéria orgânica do sedimento em relação às áreas não invadidas, (ii) áreas de manguezais sob invasão biológica exibem menor estoque de C e N no sedimento e, (iii) áreas de manguezais invadidas exibem menor biomassa acima do solo comparado a manguezais não invadidas. Para tanto, os estoques de C e N no sedimento, a razão C:N, o $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ no sistema sedimento-plantas foram investigados em áreas de manguezal de franja invadidas por macrófitas aquáticas e não invadidas no setor norte do Complexo Estuarino Lagunar de Cananéia-Iguape. Também mensuramos a biomassa acima do sedimento do mangue em ambas áreas. O sedimento nas áreas de manguezal invadidas não apresentou contribuição de fontes C₄, devido a predominância de espécies de via fotossintética C₃ (mangue e invasoras). A biomassa acima do sedimento de mangue foi menor nas áreas invadidas comparada às áreas não invadidas. O estoque de C no sedimento (0-20 cm) foi similar entre as áreas investigadas. O estoque de N no sedimento (0-20 cm) foi menor nas áreas invadidas, o que pode estar associado aos atributos foliares da comunidade invasora que apresentou altas concentrações foliares de N e baixa C:N foliar em comparação às espécies de mangue. Mais estudos são necessários para compreender o efeito da invasão de plantas sobre os estoques e ciclagem de C e N para, sobretudo, em ecossistemas de manguezal pelo alto potencial de estoque no sedimento e na biomassa por unidade de área.

Palavras-chaves: biomassa acima do solo, espécies invasoras, invasão de plantas, isótopos estáveis de carbono, isótopos estáveis de nitrogênio, mangue, mortalidade de mangue

Abstract

Biological invasion of plants may impact the structure and functioning of ecosystems, with potential to alter the dynamics of organic matter in the sediment. However, there is still no consensus on the influence (direction and magnitude) of plant invasion on carbon and nitrogen stocks in mangrove ecosystems. We investigated the effects on C and N stock in the sediment and native vegetation structure in the invaded areas. We tested these hypotheses: (i) invaded mangrove areas show a contribution of C₄ source in the sediment organic matter, (ii) invaded mangrove areas show lower C and N stock in the sediment compared to non-invaded mangroves, (iii) invaded mangrove areas show lower aboveground biomass compared to non-invaded mangroves. We selected eight plots of mangrove forests, invaded and non-invaded by aquatic macrophytes, in the northern sector of the ELC of Cananeia-Iguape. In each plot, we measured the C and N stocks of the sediment. We also measured the concentrations of C and N, the ratio C:N, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$ in the sediment-plant-litter system. Regarding the structure of the vegetation, we measured in each plot diameter breast height, height, basal area of dead and living trunks and biomass above the sediment of mangrove species. The sediment in the invaded mangrove areas did not show contribution of C₄ sources, due to the predominance of species of C₃ photosynthetic pathway (mangrove and invasive). The biomass aboveground was lower in the invaded areas compared to the non-invaded areas. The C stock in the sediment (0-20 cm) was similar among the studied areas. The stock of N in the sediment (0-20 cm) was lower in the invaded areas, which can be associated to the foliar attributes of invasive community (high foliar N concentration and low foliar C:N). The reduction of N stocks in the sediment and of mangrove aboveground biomass are so far the main effects detected in the invaded areas. Reduction of live aboveground biomass may represent local adverse impacts to the maintenance of the mangrove ecosystem in these areas, to the long-term storage of C and, to all associated ecosystem services. The reduction of N in the sediment can be associated with the high N consumption by the invaders and subsequent introduction into the sediment of a more labile litter compared to the litter of the mangrove species. The substitution of native C₃ species by predominantly C₃ invasive species indicates that there has not yet been time for changes in the C stock and the isotopic composition in the sediment.

Keywords: aquatic macrophytes, plant invasion, invasive species, stable isotopes, salinity

1. Introdução

Manguezais são ecossistemas florestais altamente produtivos (Donato et al. 2011; Alongi 2012) que ocorrem em regiões tropicais e subtropicais na interface terrestre e marinha (Schaeffer-Novelli et al. 2000; Spalding et al. 2010). Apesar de cobrirem uma pequena área do globo (cerca de 0,5%), esses sistemas ecológicos contribuem para o armazenamento global de carbono (C) no sedimento costeiro a taxas de 10 a 15% e sequestram em média 11,1 Mg C ha/ano na forma de biomassa acima do solo (Alongi 2014).

Em função de sua localização, manguezais têm grande importância biogeoquímica desempenhando um papel crítico na ciclagem de C e nitrogênio (N) (Donato et al. 2011; Alongi 2014, 2018; Reis et al. 2017). O C, nesses sistemas, encontra-se, em sua maior parte, armazenado no sedimento e em grandes *pools* de raízes mortas (Alongi 2012). O alto estoque de C no sedimento em manguezais é derivado de altas taxas de entrada de matéria orgânica do próprio ecossistema (fonte autóctones), da sedimentação de fontes alóctones, e das baixas taxas de decomposição da matéria orgânica, devido às condições de encharcamento e baixos teores de oxigênio no sedimento (Bouillon et al. 2008a; Kristensen et al. 2008). Dessa forma, frequentemente, manguezais têm recebido destaque como um sistema importante para a regulação climática, pela sua grande capacidade de armazenar C no sedimento e na biomassa acima do sedimento (Donato et al. 2011; Alongi 2012; Siikamäki et al. 2012).

Estudos têm constatado um crescente número de espécies invasoras em ecossistemas de manguezal (Biswas et al. 2007, 2012; Zhang et al. 2010; Röderstein et al. 2013; Lu et al. 2014; Ren et al. 2014). Essas invasões estão relacionadas principalmente à alterações ambientais causadas por distúrbios, porém ainda se sabe muito pouco sobre os efeitos no nível do ecossistema da invasão de plantas em manguezais (Biswas et al. 2018). A invasão biológica e a poluição N são vetores antropogênicos críticos de mudanças ambientais globais com consequências adversas para a estabilidade, biodiversidade e funcionamento dos ecossistemas (Vitousek et al. 1996; Dukes and Mooney 1999; Liao et al. 2008; Steffen et al. 2015). Assim que uma espécie ou grupo de espécies de plantas invasoras atinge alta abundância e dominância no ambiente invadido, impactos adversos sobre a performance e sobrevivência das espécies nativas podem ser constatados (Vilà and Weiner 2004; Vila et al.

2011), o que será refletido na estrutura e biomassa da vegetação nativa. Por exemplo, estudos experimentais têm relatado perda média de $46,6 \pm 0,68\%$ de biomassa nativa devido à co-ocorrência de espécies invasoras (Vilà and Weiner 2004). Além disso, a invasão de plantas tem potencial de modificar os *pools*, a ciclagem de C e N e a dinâmica de decomposição da matéria orgânica (Asthon et al. 2005; Liao et al. 2008; Ehrenfeld 2010; Vila et al. 2011; Lee et al. 2017). Por exemplo, em uma floresta de manguezal localizada na China, a invasão de *Sonneratia apetala* promoveu a intensificação da ciclagem de C devido à maior produção de serapilheira e, conseqüentemente entrada de biomassa vegetal (folhas, troncos, galhos) no sedimento com menor razão C:N comparada às espécies nativas (Lu et al. 2014).

Nesse sentido, a invasão de plantas em manguezais pode causar, a longo prazo, alterações no estoque de C e N no sedimento. A dissimilaridade das características foliares e de serapilheira entre as comunidades invadidas e nativas tem potencial de explicar a magnitude e direção de alterações nos fluxos e estoques de C e N solo (Lee et al. 2017). Enquanto a maioria dos estudos tem indicado aumento no estoque de C no sedimento após a invasão de plantas exóticas em manguezais e marismas (Liao et al. 2007; Chen et al. 2015; Wang et al. 2018), há estudos em manguezais (Mao et al. 2011) e em outros sistemas florestais que verificaram a redução do estoque de C no solo como efeito da invasão de plantas exóticas (Strickland et al. 2010; Kramer et al. 2012) ou que não verificaram efeito significativo (Lu et al. 2014). Portanto, ainda não há um consenso sobre o efeito da invasão de plantas nos estoques de C e N no sedimento. Isso pode ser atribuído, em parte, à falta de conhecimento sobre os atributos funcionais das espécies invasoras (Liao et al. 2007; Biswas et al. 2018). Dessa forma, torna-se fundamental avaliar os compartimentos dos ecossistemas de manguezal (sedimento e planta) para compreender o impacto da invasão biológica sobre o seu funcionamento e para a adoção de medidas de manejo adequadas.

A invasão de plantas pode promover a entrada de material foliar com características diferentes das espécies de plantas nativas no sedimento (Liao et al. 2007, 2008; Lee et al. 2017). Os isótopos estáveis de C e N tem se mostrado particularmente úteis em investigações de mudanças nos estoques desses elementos no solo/sedimento devido a mudanças de uso da terra, na vegetação e invasão de plantas (C_3 vs. C_4) (Zhang et al. 2010; Feng et al. 2017), e

para avaliar o grau de decomposição - mineralização da matéria orgânica no solo (Craine et al. 2015).

Dessa forma, é possível identificar a contribuição relativa de diferentes fontes de C orgânico no sedimento a partir das análises de isótopos estáveis do C ($\delta^{13}\text{C}$), uma vez que, durante fixação do CO_2 no processo de fotossíntese, as plantas C_3 discriminam mais contra o isótopo ^{13}C em relação as plantas C_4 , refletindo em valores distintos de $\delta^{13}\text{C}$, os quais representam a proporção dos isótopos $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ em compartimentos do sistema em relação ao padrão internacional adotado (rocha PDB) (Ehleringer et al. 2000). Assim, $\delta^{13}\text{C}$ foliar pode representar uma ferramenta importante para acessar o efeito da invasão biológica em diferentes compartimentos do ecossistema. Por exemplo, Wang et al. (2018) relataram que espécies invasoras modificaram o $\delta^{13}\text{C}$ no sedimento após dez anos de invasão em marismas do estuário do rio Yangtze, na China. O $\delta^{15}\text{N}$ expressa a proporção dos isótopos $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ em compartimentos do sistema, em relação ao padrão internacional, a composição isotópica do N da atmosfera. $\delta^{15}\text{N}$ do solo/sedimento pode integrar as transformações de N no sedimento indicando a intensidade da dinâmica de N no solo (Craine et al. 2015) e indiretamente indicar perdas de N para atmosfera (Reis et al. 2019).

Além das assinaturas isotópicas supra referidas, espécies invasoras podem modificar o processo de decomposição no ecossistema através da alteração na qualidade do material foliar que é inserido no sistema sedimento (Liao et al. 2008). Ressalta-se que interações entre C e N desempenham um papel fundamental na determinação da taxa de decomposição de matéria orgânica. Desse modo, razões C:N baixas são frequentemente associadas ao favorecimento da decomposição da serapilheira (Asthon et al. 2005). Assim, medidas como a razão C e N (C:N), tanto das plantas como do sedimento podem ser ferramentas úteis para ter indícios sobre a dinâmica de decomposição em determinado sistema.

Mudanças nos atributos relacionados à demanda de N por plantas invasoras, como razão C:N e concentração de N foliar, podem ter implicações a longo prazo para a dinâmica da matéria orgânica no sedimento e, conseqüentemente para os estoques de C e N. Os trabalhos sobre as interações planta-solo sugerem fortemente que a introdução de uma nova espécie ou grupo de espécies de plantas, como as invasoras, tem potencial de alterar os

componentes de C e N no solo/sedimento (Ehrenfeld 2003, 2010; Asthon et al. 2005; Liao et al. 2008).

O setor norte do Complexo Estuarino Lagunar (CEL) de Cananéia-Iguape em São Paulo é fortemente influenciado pelo canal artificial Valo Grande e possui áreas de manguezal de franja severamente invadidas por macrófitas aquáticas, com registro do início da invasão no ano de 2010 (Mahiques et al. 2009, 2013; Cunha-Lignon et al. 2011, 2015; Cunha-Lignon and Menghini 2016; Reis et al. 2019). Macrófitas aquáticas exibem alta produtividade, amplas tolerâncias ecológicas e são facilmente dispersáveis. Várias das espécies reconhecidas como piores plantas invasoras do mundo são macrófitas aquáticas (Pieterse and Murfhy 1993; Chambers et al. 2008).

Nesse contexto, o objetivo do presente estudo foi avaliar os estoques de C e N no sedimento e a estrutura da vegetação nativa em áreas de manguezal invadidas por macrófitas aquáticas no setor norte do Complexo Estuarino Lagunar de Cananéia-Iguape. Para tanto, as hipóteses testadas no presente trabalho foram:

(H1) Áreas de manguezal invadidas exibem contribuição de fonte C₄ na matéria orgânica do sedimento em relação às áreas não invadidas.

(H2) Áreas de manguezais invadidas exibem menor estoque de C e N no sedimento do que áreas de manguezal não invadidas.

(H3) Áreas de manguezal invadidas exibem menor biomassa acima do solo comparado às áreas de manguezais não invadidas.

Para testar essas hipóteses, quantificamos os estoques de C e N no sedimento nas áreas de manguezal de franja invadidas e não invadidas, bem como a razão C:N, do $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ no sistema sedimento-planta-serapilheira e a parâmetros da estrutura da vegetação nativa como biomassa acima do sedimento das espécies de mangue e área basal de troncos vivos e mortos em ambas áreas.

2. Material e métodos

1.1 Área de estudo

O estudo foi conduzido em 8 parcelas inseridas em 4 sítios de manguezal de franja no setor norte do Complexo Estuarino Lagunar (CEL) de Cananéia-Iguape, litoral sul de São Paulo no ano de 2017 (Fig. 1). O CEL de Cananéia-Iguape é formado por canais estuarinos e lagunares (Mahiques et al. 2013). Em 2017, foi incluído como um sítio Ramsar pela Convenção sobre as Zonas Húmidas de Importância Internacional e parte dele é Patrimônio Natural da Humanidade pela Unesco desde 1999.

O CEL de Cananéia-Iguape é dividido em dois setores: norte (região de Iguape) e sul (região de Cananéia) baseado nas condições ambientais (Besnard 1950; Cunha-Lignon et al. 2011). Enquanto o setor sul é menos influenciado pelo Valo Grande e possui os manguezais mais bem conservados do Estado de São Paulo (Cunha-Lignon et al. 2011), o setor norte do CEL de Cananéia-Iguape (região de Iguape) é amplamente afetado pelo desvio de água doce do rio Ribeira de Iguape através do canal artificial Valo Grande (Mahiques et al. 2009, 2013), bem como pelo *input* de N antrópico de esgoto e agricultura da bacia do rio Ribeira de Iguape (Reis et al., 2019; dados do monitoramento de qualidade de águas costeiras da CETESB disponíveis em <https://servicos.cetesb.sp.gov.br/infoaguas/>). Devido à alta entrada de água doce e a consequente redução da salinidade, áreas de manguezais estão invadidas por macrófitas aquáticas onde a mortalidade de manguezais é alta (Cunha-Lignon *et al.*, 2011; Cunha-Lignon and Menguini, 2016; Sampaio et al., em revisão).

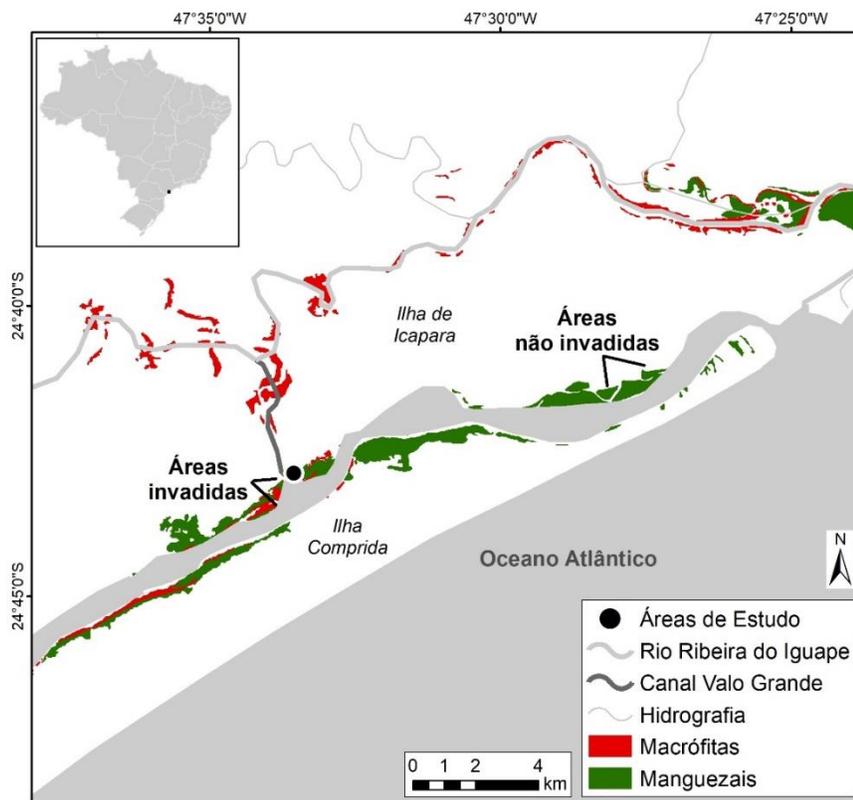


Figura 1. Localização das áreas de estudo de manguezal de franja e áreas ocupadas por manguezais e macrófitas aquáticas invasoras no setor norte do Complexo Estuarino Lagunar de Cananeia-Iguape, sudeste do Brasil. Os locais de estudo incluem duas áreas de manguezal não invadidas e duas áreas invadidas. Fonte dos shapefiles das áreas de manguezal e macrófitas aquáticas: Cunha-Lignon et al. (2011)

Para o presente estudo, foram selecionadas no setor norte do CEL de Cananéia-Iguape duas áreas de manguezais não invadidas (NI) localizadas na Ilha de Icapara e duas áreas de manguezal invadidas (I) próximas à foz do canal artificial Valo Grande por macrófitas aquáticas.



Figura 2. Fotos das áreas de manguezal de franja não invadidas (painel superior) na Ilha de Icapara e invadidas (painel inferior) por macrófitas aquáticas próximas à foz do canal artificial Valo Grande que compõe as áreas de estudo no setor norte do Complexo Estuarino Lagunar de Cananéia-Iguape, sudeste do Brasil

O clima do CEL de Cananéia-Iguape é classificado como subtropical, “Cfa” segundo a classificação climática de Köppen-Geiger (Alvares et al. 2014). A temperatura mensal média varia de 24,5 °C em janeiro a 7,8 °C em julho. A precipitação média anual é de aproximadamente 2.300 mm, sem estação seca marcada. O rio Ribeira de Iguape é um dos maiores rios da região sudeste do Brasil drenando mais de 23.350 km². As marés são semidiurnas de amplitude média de 0,82 m a 1,25 m nas marés de primavera (Schaeffer-Novelli et al. 1990).

A vegetação de mangue do CEL de Cananéia-Iguape é composta pelas espécies *Rhizophora mangle* L. (Rhizophoraceae), *Laguncularia racemosa* (L.) C.F. Gaernt. (Combretaceae) e *Avicennia schaueriana* Stapf & Leechm. ex Moldenke (Acanthaceae) (famílias de acordo com o APG, 2009) (Schaeffer-Novelli et al. 1990). As parcelas de

manguezais de franja de estudo são dominadas por *Laguncularia racemosa*, com exceção da parcela NI_2 que é dominada por *Rhizophora mangle*. (Tabela 1).

Tabela 1. Estrutura da vegetação e características das parcelas permanentes de amostragem em julho de 2017 no Complexo Estuarino-Lagunar de Cananéia-Iguape, São Paulo

Parcelas	Características gerais
Parcela NI_1	Bosque de franja jovem, dominado por <i>L. racemosa</i>
Parcela NI_2	Bosque de franja maduro bem desenvolvido, conservado, dominado por <i>R. mangle</i>
Parcela NI_3	Bosque de franja jovem, dominado por <i>L. racemosa</i>
Parcela NI_4	Bosque de franja jovem, dominado por <i>L. racemosa</i>
Parcela I_1	Bosque franja maduro, dominado por <i>L. racemosa</i> , e invadido por macrófitas aquáticas
Parcela I_2	Bosque franja maduro, dominado por <i>L. racemosa</i> , e invadido por macrófitas aquáticas
Parcela I_3	Bosque franja maduro, dominado por <i>L. racemosa</i> , e invadido por macrófitas aquáticas
Parcela I_4	Bosque franja maduro, dominado por <i>L. racemosa</i> , e invadido por macrófitas aquáticas

Bosques de manguezal em estágio de sucessão inicial tem diâmetro na altura do peito (DAP) médio em torno de 2,0 cm e altura média entre 1 e 2 m; estágios de sucessão jovem, por sua vez, são os bosques com DAP médio em torno de 3,0 cm e altura média entre 3 e 5 m; bosques maduros de desenvolvimento estrutural restrito, os bosques maduros possuem DAP médio inferior à 2,5 cm e altura média em torno de 3 m; e bosques maduros bem desenvolvidos, os bosques maduros com DAP médio maior ou igual a 10 cm e altura média em torno de 10 m.

Considerando a variabilidade natural da dinâmica sedimentar do sistema estuarino e também a influência da descarga do rio Ribeira de Iguape nos locais próximos ao canal Valo Grande, existe uma variabilidade nas propriedades do sedimento e salinidade intersticial entre os sítios de estudo (Tabela 2). A textura do sedimento em NI e I é predominantemente composta por areia e silte com variações de 71% a 97%, sendo a classificação da textural em NI_1 e NI_2 franco arenosa, em I_1 franco argilosa e I_2 arenosa. Nas áreas invadidas as concentrações de Na⁺ e salinidade intersticial são mais baixas em relação às áreas não invadidas, refletindo a influência do alto aporte de água doce através do canal artificial nas propriedades do sedimento e na salinidade intersticial.

Tabela 2. Propriedades físico-químicas do sedimento referente às parcelas de estudo inserida nas áreas não invadidas e invadidas de manguezais de franja do setor norte do CEL de Cananéia-Iguape

	Áreas de manguezal não invadidas		Áreas de manguezal invadidas	
	NI_1 e NI_2	NI_3 e NI_4	I_1 e I_2	I_3 e I_4
Areia (%)	60	74	25	87
Silte (%)	22	11	46	10
Argila (%)	18	15	29	3
pH H ₂ O	5,7	5.4	4.3	4.3
MO (g/kg)	106	110	128	117
P disponível (mg/kg)	38,3	43,3	37,1	40,1
K ⁺ (mmolc.kg)	13	20,3	3,7	2,5
Ca ²⁺ (mmolc.kg)	68	67	77	77
Mg (mmolc.kg)	128	173	65	60
Na ⁺ (mmolc.kg)	361	413,2	45,2	25,7
Al ³⁺ (mmolc.kg)	24	<0,1	25	25
CTC (mmolc.kg)	642	756,5	393,9	358,2
SB (mmolc.kg)	570	673,5	190,9	165,2
Sal10 (PSU)	10,5	18,5	3	1,5
Sal50 (PSU)	13,5	20,5	3	2,5

Dados de amostras de sedimento na profundidade 0-20 cm compostas por sítios de estudo “Conservado” = sítios de manguezal não invadidos e “Invadido” = sítios de manguezal invadidos. Amostras coletadas em julho de 2015 (textura) e 2017 (propriedades químicas) analisadas no Departamento de solos da ESALQ/USP seguindo métodos da (1997, 1999). A textura dos sedimentos foi analisada pelo método do hidrômetro (Bouyoucos, 1932) e classificada pelo triângulo textural do Departamento de Agricultura dos EUA. A matéria orgânica foi extraída com dicromato de potássio em meio sulfúrico e quantificada por titulação usando sulfato ferroso de amônio. As bases trocáveis disponíveis foram extraídas com acetato de amônio 1 M. Concentrações de sódio (Na⁺) foram analisadas por fotometria de chama, potássio (K⁺) por emissão atômica e de cálcio (Ca²⁺) e magnésio (Mg²⁺) por espectrofotometria de absorção atômica. O alumínio (Al³⁺) foi extraído com KCl 1 M e quantificado por titulação com NaOH. MO = matéria orgânica, SEB = soma de bases trocáveis, CTC = capacidade de troca catiônica, Sal10 = salinidade intersticial 10 cm, Sal50= salinidade intersticial 50 cm. Dados de salinidade intersticial coletados, em julho de 2017, com uso de um trado tipo Napoleão e um refratômetro óptico nas profundidades no sedimento a 10 cm e a 50 cm referente às áreas de estudo.

1.2 Desenho amostral

Esse trabalho foi realizado pelo Grupo de Pesquisa de Monitoramento Integrado de Manguezais, reconhecido pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Brasil). Em julho de 2017, foram coletadas amostras de sedimento e de folhas maduras das espécies de manguê e de macrófitas aquáticas enraizadas no sedimento e

serapilheira procedente das espécies de mangue (nativas) e das espécies invasoras nas 8 parcelas de estudo. As métricas da estrutura da vegetação foram registradas em cada parcela permanente seguindo a metodologia descrita por Schaeffer-Novelli e Cintrón (1986) e (Schaeffer-Novelli et al. 2015). Com a finalidade de minimizar o pisoteamento e possíveis interferências na estrutura da vegetação, todas as amostras foram obtidas imediatamente ao lado de cada parcela permanente de monitoramento da estrutura. As parcelas do estudo foram estabelecidas de acordo a densidade de indivíduos (com 20 indivíduos de mangue, inicialmente), e por isso possuem tamanhos variáveis (Cunha-Lignon et al. 2011).

Em cada parcela, amostras de sedimento nos intervalos de profundidades de 0-10 e 10-20 cm foram coletadas para determinação do $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, concentrações de C e N, e razão C:N. Além disso, em cada parcela foram coletadas três amostras indeformadas de sedimento para determinação da densidade aparente. Todas as amostras de sedimento foram mantidas refrigeradas durante o transporte e até a realização das análises.

Amostras foliares de três indivíduos arbóreos de plantas de mangue com diâmetro à altura do peito (DAP) maior ou igual a 4 cm (cerca de 10 a 20 folhas) e das espécies de macrófitas aquáticas invasoras foram coletadas. Além disso, amostras compostas de serapilheira (de 10 a 20 folhas) foram coletadas manualmente na superfície do sedimento abaixo das árvores de mangue amostradas para determinar as concentrações de C e N e a abundância natural dos isótopos estáveis de C e N ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$). As amostras de folhas foram lavadas com água de torneira e, em seguida, secas com uma estufa de campo a 40°C durante 48 horas imediatamente após o trabalho de campo.

1.3 Métricas da estrutura da vegetação

Dentro de cada parcela, todo indivíduo arbóreo de mangue com mais de 1 m de altura teve o seu DAP registrado com fita métrica de diâmetro e sua altura (m) registrada utilizando um telêmetro ou vara telescópica, verificando também a condição do tronco (vivo ou morto). A partir dos dados obtidos em campo, foram calculados os valores médios de área basal de troncos vivos (ABTV) e mortos (ABTM) (%) por parcela. Para o cálculo da área basal viva pela área da parcela (m^2/ha) (AB) foi utilizada a fórmula " $AB = \pi (DAP)^2/4$ ". Para estimar

a biomassa viva acima do sedimento das espécies de mangue (BAS) (Mg/ha), utilizamos as equações alométricas específicas desenvolvidas por (Medeiros and Sampaio 2008).

$$BAS = 0,2752 * (DAP^2 * A)^{0,8529} \text{ para indivíduos de } R. mangle$$

$$BAS = 0,1214 * (DAP^2 * A)^{0,8615} \text{ para indivíduos de } L. recemosa$$

$$BAS = 0,1327 * (DAP^2 * A)^{0,8298} \text{ para indivíduos de } A. schaueriana$$

Onde:

DAP= diâmetro à altura do peito (cm)

A= altura (m)

1.4 $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ e concentração de C e N foliar, serapilheira e no sedimento

No laboratório, as amostras de folhas e serapilheira foram novamente secas em estufa a 55 °C por 48h e moídas em pó fino com o auxílio de nitrogênio líquido. Em seguida, foram pesadas com uma balança analítica (2,0 a 3,0 mg) e armazenadas em cápsulas de estanho para as análises isotópicas. As amostras de sedimento foram secas em estufa a 55°C por 48h e destorroadas com uma peneira de 2 mm. Em seguida, subamostras tiveram as raízes e resíduos de conchas removidos manualmente e foram submetidas a um tratamento de lavagem ácida com HCl 10% para a remoção de carbonatos (Ingram 1971). Posteriormente, as amostras foram secas novamente em estufa a 55°C por 48h e moídas em pó fino com almofariz e pistilo. Finalmente, subamostras foram pesadas com uma balança analítica (1,5 a 2,0 mg) e armazenadas em cápsulas de estanho para as análises isotópicas.

As concentrações de C e N das amostras foliares e de sedimento foram quantificados com um analisador elementar por combustão (Carlo Erba, modelo 1110, Milão, Itália), acoplado a um espectrômetro de massas para razões isotópicas (ThermoQuest-Finnigan Delta Plus) (Thermo Fisher Scientific GmbH, Bremen, Germany), o qual utiliza o produto da combustão para determinar razões isotópicas de C e N ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$). Essas análises foram realizadas no Laboratório de Ecologia Isotópica do Centro de Energia Nuclear na e Agricultura da Universidade de São Paulo (CENA/USP). O padrão adotado para o N é o ar atmosférico e para o C é o Peedee Belemnite (PDB - uma rocha calcária da região do Grand

Canyon, EUA) e cana-de-açúcar e solo tropical foram utilizados como materiais de referência. O erro analítico é de 0,30‰ para o ^{15}N , 0,20‰ ou 0,30 para o ^{13}C , 0,15% para o C e, 0,01% para N.

1.5 Estoques de C e N no sedimento

As amostras indeformadas de sedimento foram secas em estufa a 105°C por 72h e pesadas para determinar a densidade do sedimento através da razão do peso seco do sedimento pelo volume fixo do cilindro. O estoque de C e N no sedimento foi mensurado com base no teor de carbono e nitrogênio, na densidade aparente (Tabela suplementar 2) e na espessura da camada de sedimento considerada (20 cm) conforme Veldkamp (1994):

$$\text{Est C (Mg/ha)} = (C \text{ ou N} \times Ds \times e)/10$$

Onde:

Est C: estoque de C orgânico em determinada profundidade (Mg/ha);

C ou N: teor de C ou N orgânico total da profundidade amostrada (g kg^{-1});

Ds: densidade do solo da profundidade (kg dm^{-3});

e: espessura da camada considerada (cm).

1.6 Análises estatística

A normalidade dos grupos de dados e dos resíduos foi avaliada pelo teste de Shapiro-Wilk. A homocedasticidade das variâncias foi testada pelo teste de Barlett. Comparações entre as áreas não invadidas e invadidas quanto as variáveis foram realizadas pelo teste t de Student ou pelo teste U não paramétrico de Mann-Whitney.

Todas as análises foram realizadas utilizando o software R (R Core Team 2017) a um nível de significância $p < 0,05$.

2. Resultados

2.1 Estrutura da vegetação

A dominância de área basal de *troncos vivos* foi maior nas parcelas não invadidas (de 92 a 100%) comparado as parcelas invadidas. Em contraste, a dominância da área basal de *troncos mortos* foi maior nas parcelas invadidas (de 20 a 51%). Tanto a biomassa viva acima do solo quanto área basal foram maiores nas áreas não invadidas em relação às áreas invadidas (Tabela 3).

Tabela 3. Média e desvio padrão das variáveis de estrutura da vegetação e estatística da comparação entre as áreas de manguezal não invadidas e invadidas em julho de 2017, no setor norte do Complexo Estuarino Lagunar de Cananéia-Iguape

		Áreas de manguezal não invadidas	Áreas de manguezal invadidas	Estatística
Estrutura vegetação	ABTM (%)	4,18 ± 3,95	33,17 ± 14,32	t(6)= 3,9033, p= 0,007
	AB (m ² /ha)	41,96 ± 7,28	18,67 ± 8,22	t(6)= 4,2405, p= 0,005
	BAS (Mg/ha)	320,95 ± 133,82	92,39 ± 46,03	t(6)=3,2303, p= 0,017

ABTM, área basal de troncos mortos, AB, área basal viva; BAS, biomassa acima do sedimento viva.

Em julho de 2017, foram registradas 19 espécies de macrófitas aquáticas invasoras nas parcelas invadidas, sendo que as espécies dominantes foram *Hymenachne amplexicaulis* (Rudge) Nees (Poaceae), e outras espécies não identificadas das famílias Poaceae, Cyperaceae, Amaryllidaceae.

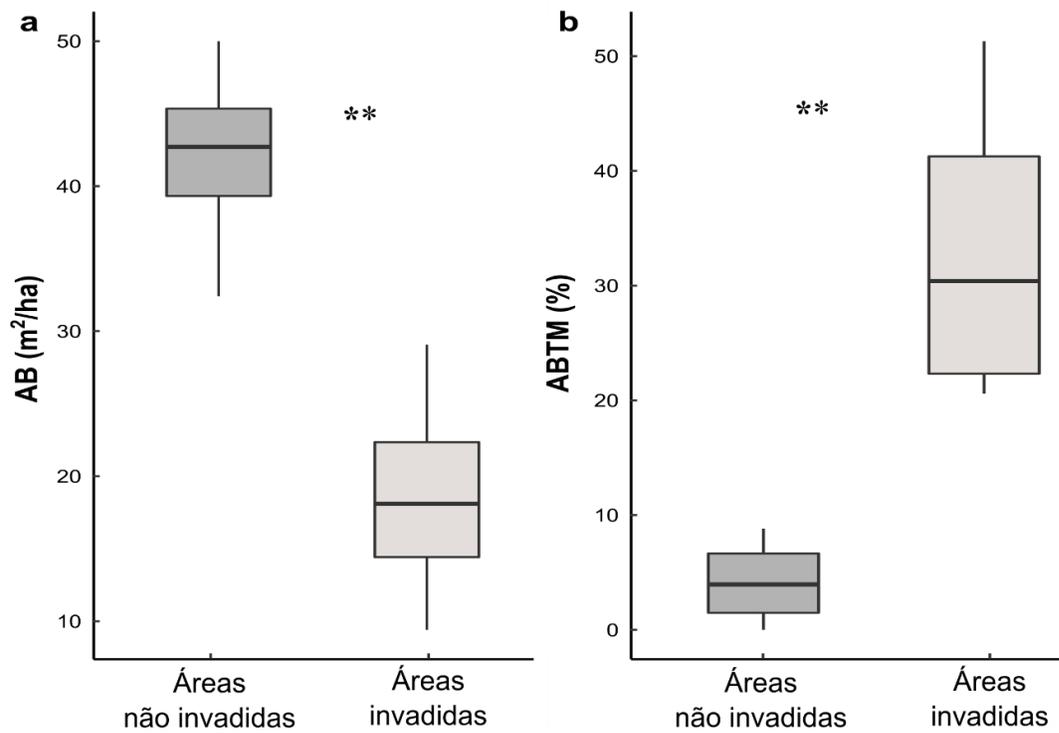


Figura 3. Área basal viva de mangue (m²/ha) (a) Área basal de troncos mortos de mangue (%) (b) das áreas de manguezal não invadidas e invadidas no setor norte do CEL de Cananéia-Iguape. Códigos de significância: **p ≤ 0,01

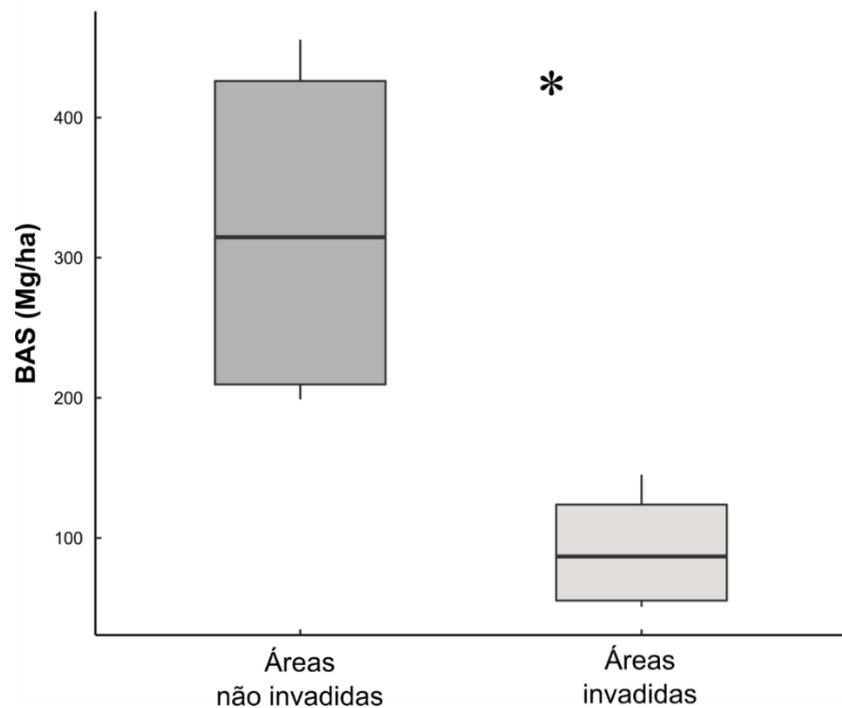


Figura 4. Biomassa acima do sedimento de mangue nas áreas de manguezal não invadidas e invadidas no CEL Cananéia-Iguape. Códigos de significância: * $p \leq 0,05$.

2.2 Plantas – $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ e concentrações de C e N

2.2.1 Áreas invadidas versus áreas não invadidas

Não houve diferença da razão C:N foliar nas áreas invadidas (incluindo as invasoras e mangue) ($20,8 \pm 9,4$) comparada às áreas não invadidas ($23,5 \pm 5,2$), ($W=174$, $p= 0,189$). O N (%) foliar nas áreas invadidas (considerando as invasoras e mangue) foi maior ($1,8 \pm 0,7$) em relação às áreas não invadidas ($1,5 \pm 0,1$) ($W=288$, $p= 0,02348$). O $\delta^{13}\text{C}$ (‰) foliar nas áreas invadidas (considerando as invasoras e mangue) foi maior ($-28,3 \pm 4,2$) comparado ao das áreas não invadidas ($-31,1 \pm 0,8$), ($W=174$, $p= 0,000$). O $\delta^{15}\text{N}$ foliar foi superior nas áreas invadidas (considerando as invasoras e mangue) ($5,9 \pm 1,3$) comparada às áreas não invadidas ($3,9 \pm 1,1$), ($W=424,5$, $p= 0,000$).

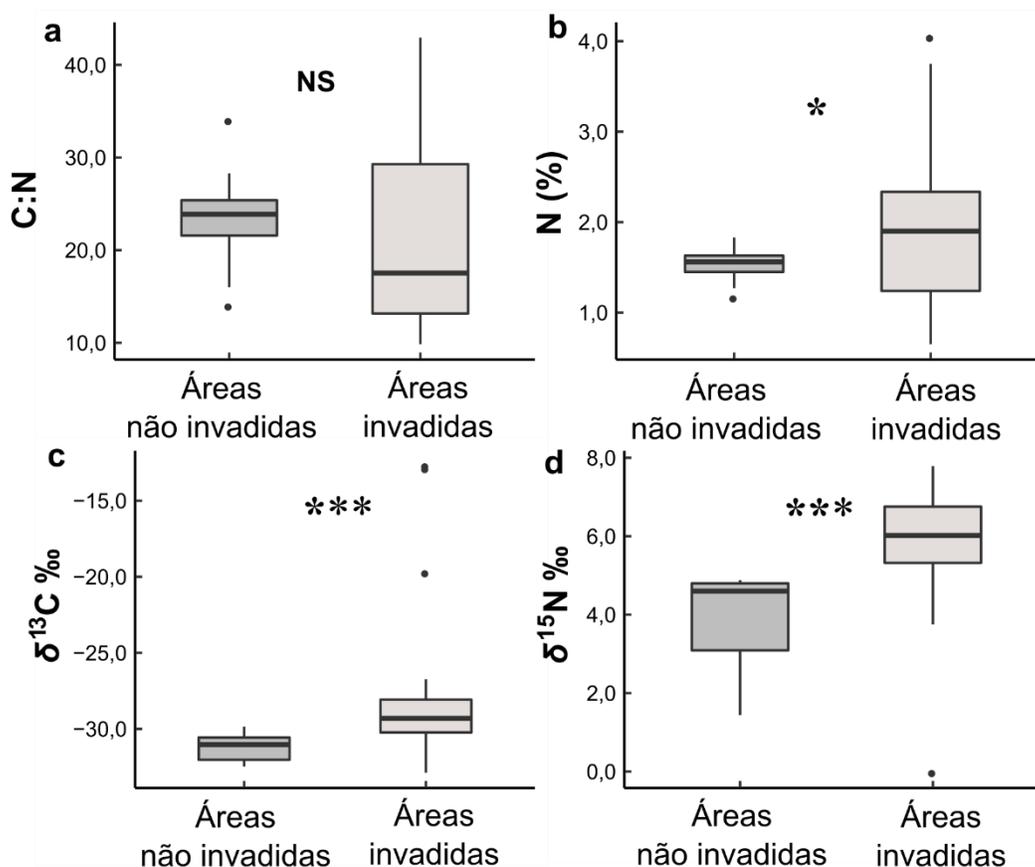


Figura 5. Comparações da C:N foliar (a), N foliar (g/kg) (b), $\delta^{13}\text{C}$ foliar (‰) (c) e $\delta^{15}\text{N}$ foliar (‰) (d) entre as áreas invadidas e não invadidas no setor norte do CEL de Cananéia-Iguape. Códigos de significância: *** $p \leq 0,001$, * $p \leq 0,05$, NS = sem diferença estatística significativa.

2.2.2 Macrófitas aquáticas invasoras versus mangue na área invadida

Considerando somente as parcelas das áreas invadidas, a C:N das macrófitas aquáticas invasoras foi inferior ($16,1 \pm 6,5$) às espécies de mangue ($31,4 \pm 5,5$) ($W=303$, $p=0,000$). Além disso, o N foliar (%) foi superior nas macrófitas aquáticas invasoras ($2,1 \pm 0,7$) em relação ao mangue ($1,2 \pm 0,2$) ($W= 48,5$, $p= 0,000$). No que se refere ao $\delta^{13}\text{C}$ foliar, não houve diferença entre espécies invasoras ($-28,2 \pm 5,0$) e mangue ($-28,8 \pm 1,1$) ($W= 197$, $p=0,2938$). De forma similar, também não houve diferença no $\delta^{15}\text{N}$ foliar entre as macrófitas aquáticas invasoras ($6,0 \pm 1,6$) e o mangue ($5,4 \pm 0,5$) ($W(197)$, $p=0,2938$).

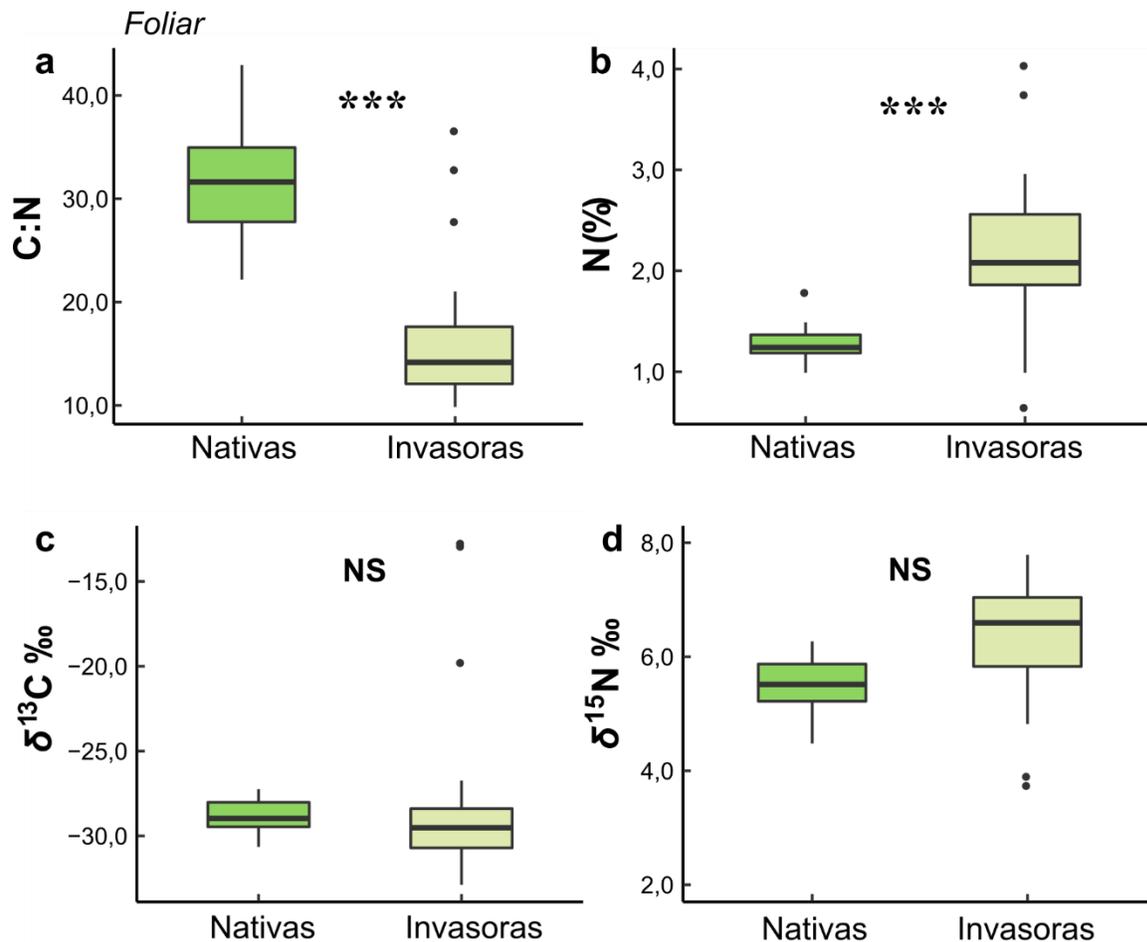


Figura 6. Comparações da C:N foliar (a), N foliar (%) (b), $\delta^{13}\text{C}$ foliar (‰) (c) e $\delta^{15}\text{N}$ foliar (‰) (d) entre as espécies de mangue e as macrófitas aquáticas invasoras nas áreas invadidas no setor norte do CEL de Cananéia-Iguape. Códigos de significância: *** $p \leq 0,001$, NS = sem diferença estatística significativa.

2.2.3 Espécies de mangue: comparando indivíduos em áreas não invadidas e invadidas

Considerando somente as plantas nativas de mangue, a C:N foi maior nas áreas invadidas ($31,4 \pm 5,5$) comparada às áreas não invadidas ($23,5 \pm 5,2$), ($t(22)=3,5851$, $p=0,001$). O N (%) foliar das espécies de mangue foi menor nas áreas invadidas ($1,2 \pm 0,2$) em relação às áreas não invadidas ($1,5 \pm 0,19$) ($t(22)= -2,8989$, $p= 0,008$). O $\delta^{13}\text{C}$ foliar das espécies de mangue na áreas invadidas foi maior ($-28,8 \pm 1,1$) comparado ao mangue nas

áreas não invadidas ($-31,1 \pm 0,8$) ($t(22)=5,8336$, $p= 0,000$). O $\delta^{15}\text{N}$ foliar foi maior nas áreas invadidas ($5,4 \pm 0,5$), comparada às áreas não invadidas ($3,9 \pm 1,1$), ($W=131$, $p= 0,000$).

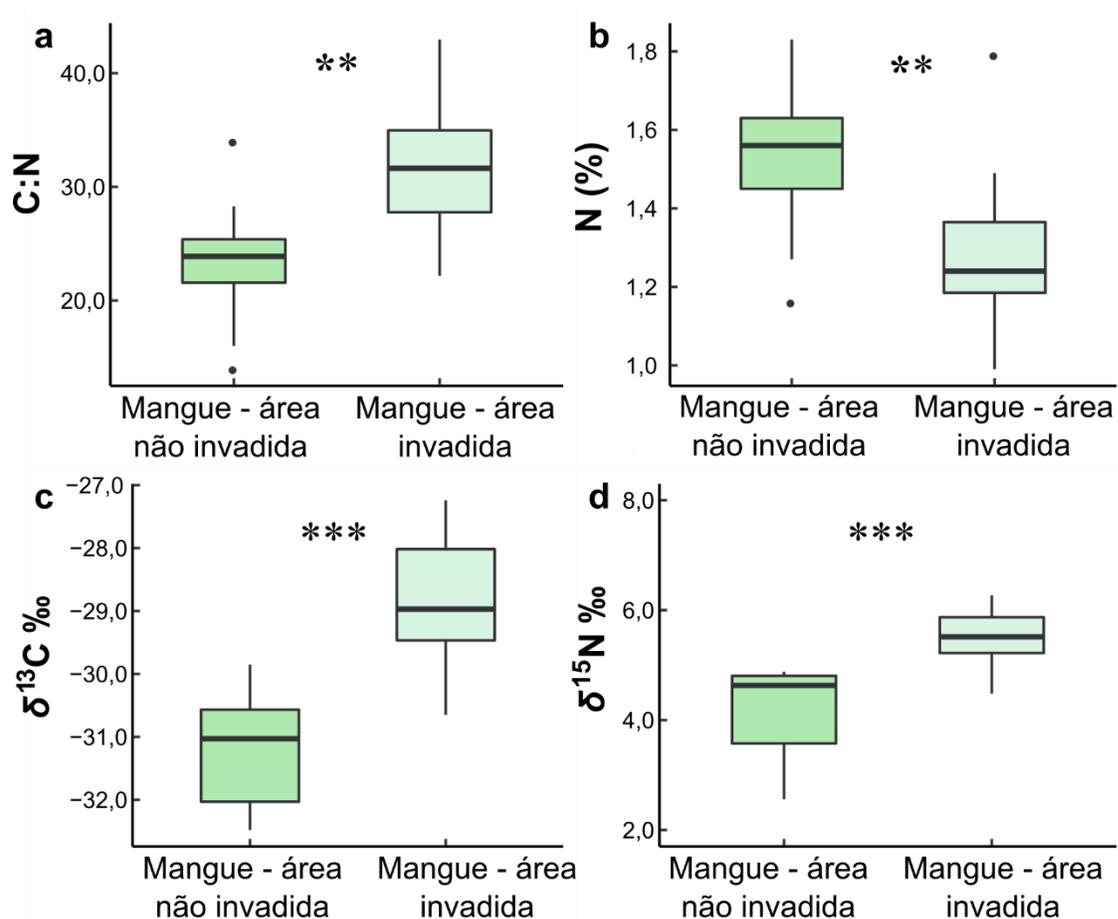


Figura 7. Comparações da C:N foliar (a), N foliar (g / kg) (b), $\delta^{13}\text{C}$ foliar (‰) (c) e $\delta^{15}\text{N}$ foliar (‰) (d) das espécies de mangue entre as áreas não invadidas e invadidas no setor norte do CEL de Cananéia-Iguape. Códigos de significância: *** $p \leq 0,001$, ** $p \leq 0,01$.

2.3 Serapilheira – $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ e concentrações de C e N

2.3.1 Serapilheira de mangue - Áreas invadidas versus área não invadidas

Não houve diferença entre a serapilheira de mangue entre as áreas invadidas e não invadidas para C:N, N, $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ (Tabela 1 do Material Suplementar).

2.3.2 Planta-serapilheira de mangue na área invadida

A razão C:N entre as plantas de mangue ($31,4 \pm 5,5$) e a serapilheira de mangue de ($48,2 \pm 13,7$) na área invadida diferiu ($t(14)=3,7168$, $p=0,002$). O N foliar nas plantas de mangue foi maior ($1,2 \pm 0,2$) em relação à serapilheira do mangue ($0,8 \pm 0,2$) ($t(14)=3,3122$, $p= 0,005$). O $\delta^{13}\text{C}$ foliar das plantas de mangue foi similar ($-28,8 \pm 1,1$) comparado a serapilheira de mangue nas áreas invadidas ($-29,3 \pm 0,3$) ($t(14)=0,92136$, $p= 0,372$). O $\delta^{15}\text{N}$ foliar foi superior nas plantas de mangue ($5,4 \pm 0,5$) comparada à serapilheira de mangue na área invadida ($4,2 \pm 0,7$), ($t(14)=3,5284$, $p= 0,003$).

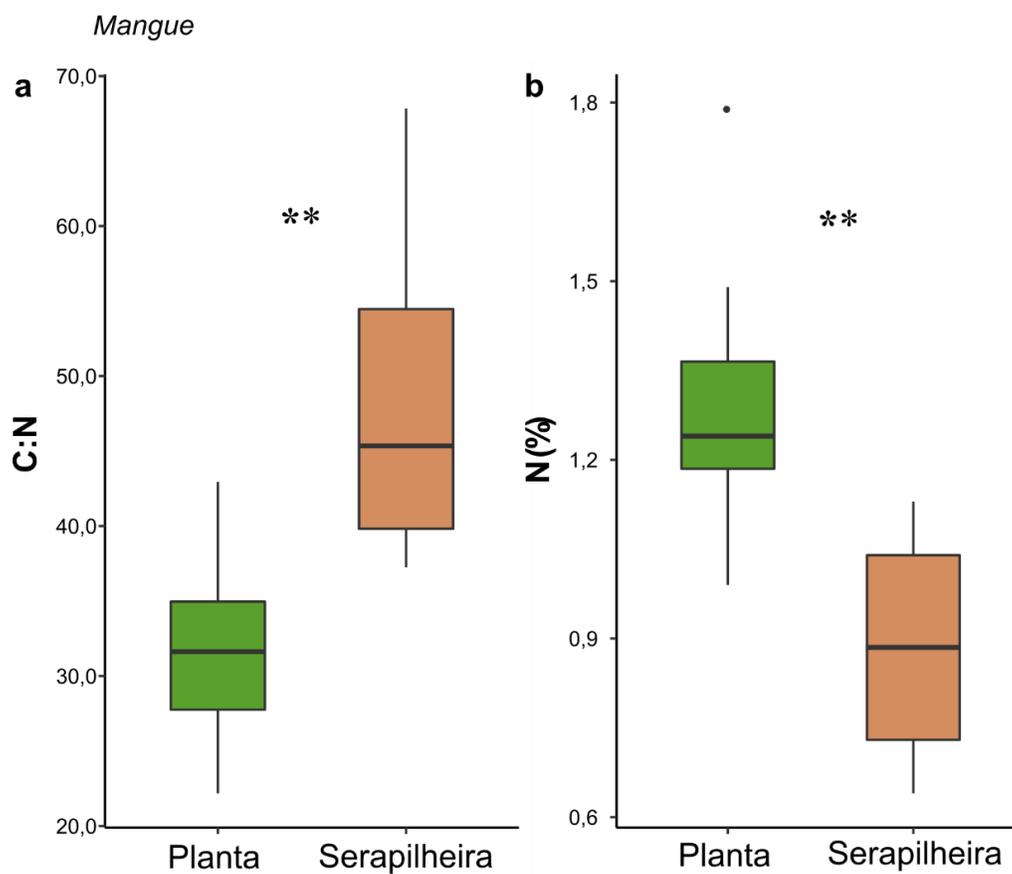


Figura 8. Comparações da C:N foliar (a), N foliar (%) (b), entre as plantas de mangue e serapilheira de mangue nas áreas invadidas no setor norte do CEL de Cananéia-Iguape. Códigos de significância: ** $p \leq 0,01$

2.3.3 Serapilheira de plantas nativas e invasoras na área invadida

A razão C:N da serapilheira invasora foi menor ($25,3 \pm 6,9$) em relação à serapilheira de mangue de ($48,2 \pm 13,7$) na área invadida ($t(6)=3,0796$, $p=0,021$). O N da serapilheira de plantas invasoras foi similar ($1,1 \pm 0,6$) à serapilheira do mangue ($0,8 \pm 0,2$) ($t(6)=-0,88354$, $p=0,4109$). O $\delta^{13}\text{C}$ foliar da serapilheira invasora na área invadida foi similar ($-29,45 \pm 0,4$) à serapilheira de mangue nas áreas invadidas ($-29,3 \pm 0,3$) ($t(6)=0,34838$, $p=0,7395$). O $\delta^{15}\text{N}$

foliar foi maior na serapilheira de plantas invasora ($6,5 \pm 1,2$) comparada à serapilheira de mangue na área invadida ($4,2 \pm 0,7$), ($t(6)=-3,1573$, $p= 0,019$).

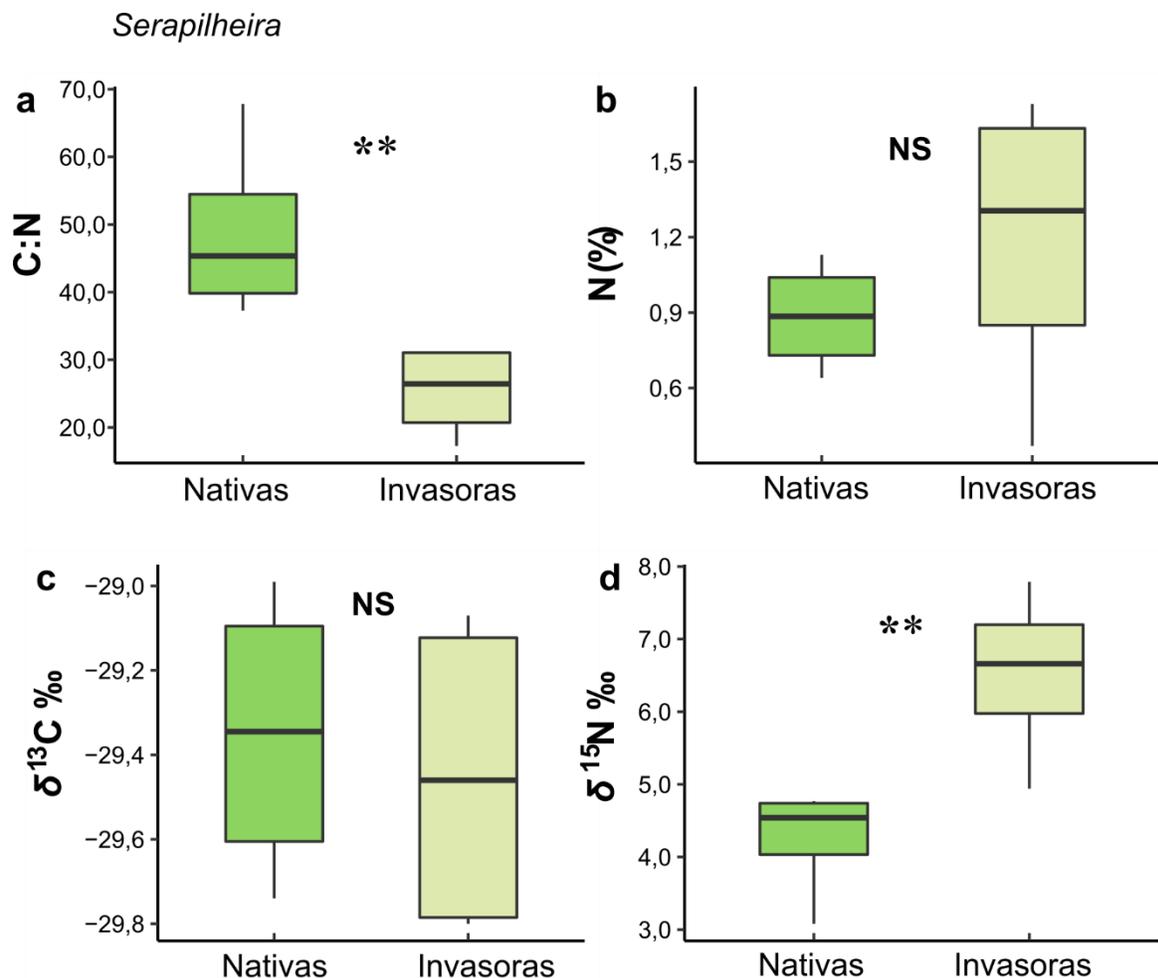


Figura 9. Comparações de C:N foliar (a), N foliar (%) (b), $\delta^{13}\text{C}$ foliar (‰) (c) e $\delta^{15}\text{N}$ foliar (‰) (d) entre a serapilheira das espécies de mangue e as macrófitas aquáticas invasoras nas áreas invadidas no setor norte do CEL de Cananéia-Iguape. Códigos de significância: ** $p \leq 0,01$, NS = sem diferença estatística significativa

2.4 Sedimento – C:N, $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$

Não houve diferença do $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, %N e C:N entre os intervalos de profundidade (0-10 e 10-20 cm). Portanto, para as comparações das variáveis de sedimento entre as áreas invadidas e não invadidas no presente estudo foi considerado o intervalo de 0-20 cm de profundidade. A razão C:N no sedimento no intervalo de 0-20 cm de profundidade não diferiu entre as áreas não invadidas ($15,9 \pm 1,6$) e invadidas ($16,7 \pm 1,9$) ($t(14)=0,86356$, $p=0,4024$). O % N no sedimento no intervalo 0-20 cm de profundidade também não diferiu entre as áreas não invadidas ($0,2 \pm 0,0$) e invadidas ($0,3 \pm 0,1$). De forma similar, o $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ no sedimento não diferiram entre as áreas não invadidas e invadidas. Os valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ no sedimento nas áreas não invadidas foi de $-27,1 \pm 0,3$ e nas áreas invadidas foi de $-27,4 \pm 0,4$ ($t(14)=1,2926$, $p=0,2171$). Os valores médios de $\delta^{15}\text{N}$ na áreas não invadidas foram de $4,7 \pm 0,2$ e nas invadidas de $4,9 \pm 0,4$ ($t(14)=1,2926$, $p=0,2171$).

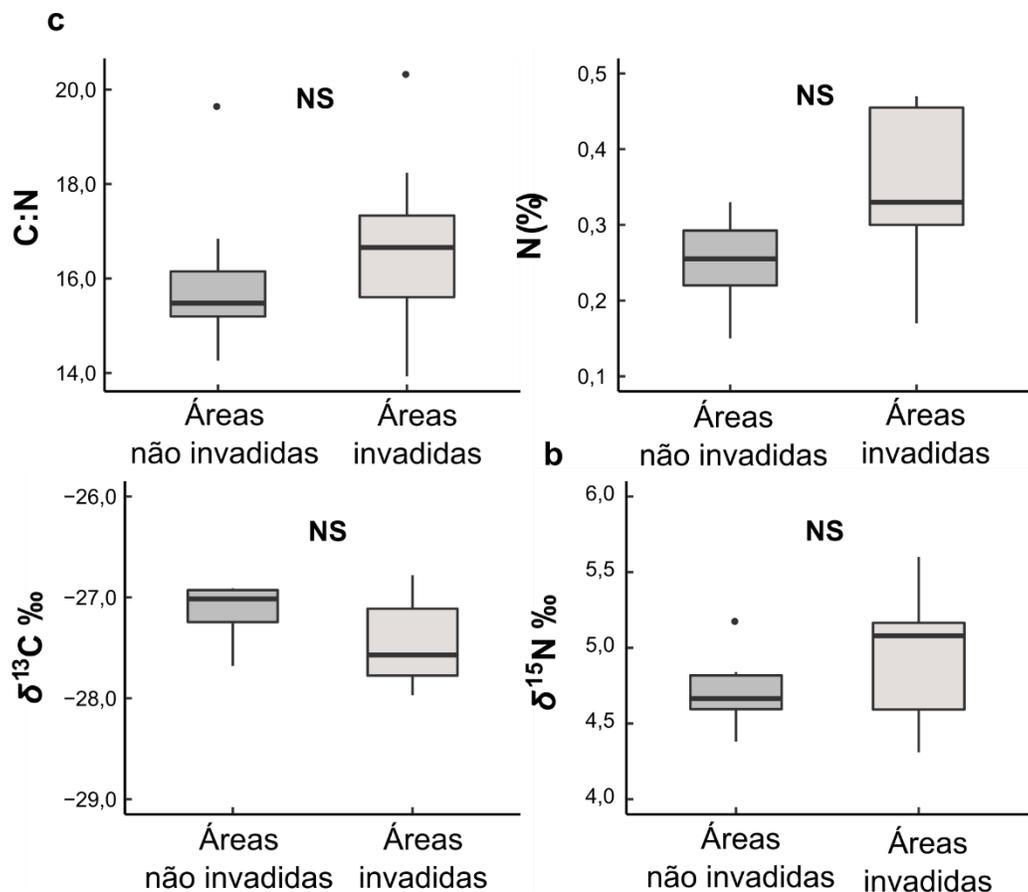


Figura 10. Comparações do $\delta^{13}\text{C}$ (‰) (a) e $\delta^{15}\text{N}$ (‰) (b) no sedimento entre as áreas invadidas e não invadidas no setor norte do CEL de Cananéia-Iguape. Códigos de significância: NS = sem diferença estatística significativa

2.5 Estoque de C e N no sedimento

No que se refere ao estoque de C a 0-20 cm de profundidade, não houve diferença entre áreas de manguezal invadidas ($43,9 \pm 15,1$ Mg/ha) e não invadidas ($50,9 \pm 3,4$ Mg/ha), ($W=(58)$, $p=0,442$). O estoque de N a 0-20 cm de profundidade foi inferior nas áreas invadidas ($2,5 \pm 0,7$ Mg/ha) comparado às áreas não invadidas ($3,2 \pm 0,2$ Mg/ha) ($W=(27)$, $p=0,008$).

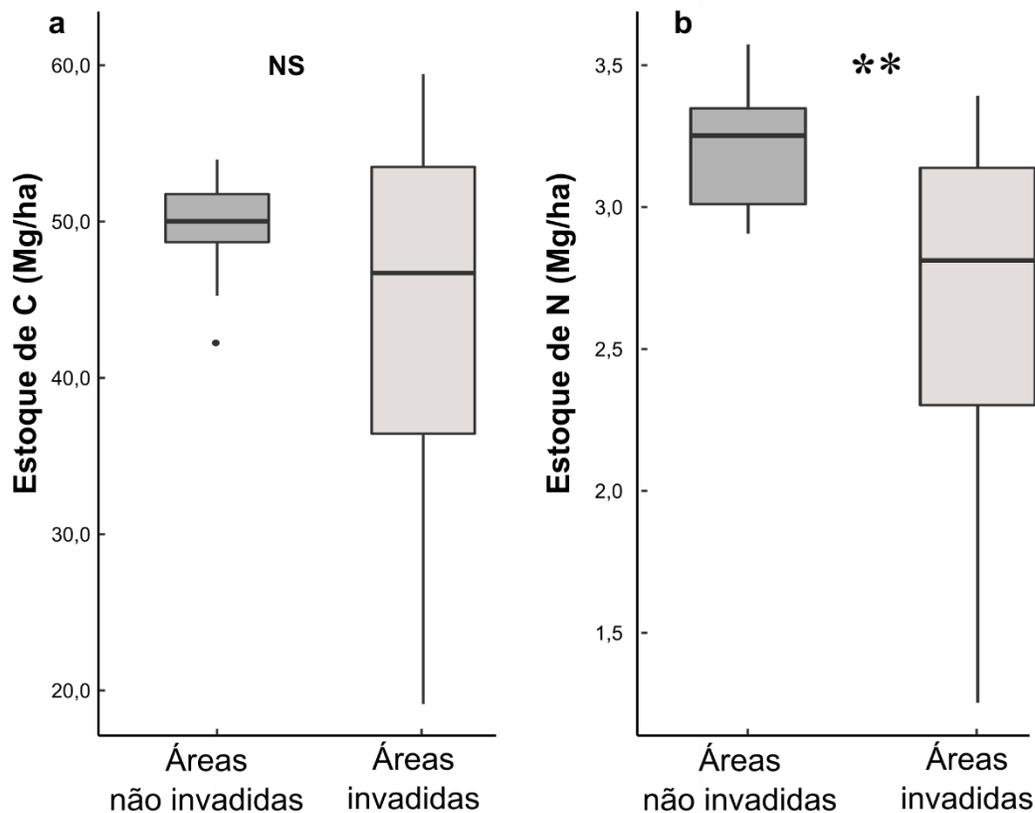


Figura 11. Estoques de Carbono (a) e Nitrogênio (b) no sedimento na profundidade de 20 cm referente às áreas de manguezal não invadidas e invadidas no setor norte do CEL de Cananéia-Iguape. Códigos de significância: ** $p \leq 0,01$, NS = sem diferença estatística significativa

3. Discussão

O desvio do rio Ribeira de Iguape através do canal artificial Valo Grande modificou profundamente a hidrologia local no setor norte do CEL de Cananéia-Iguape principalmente pelo *input* de grande quantidade de água doce e sedimento (Mahiques et al. 2009) e de N antrópico (Reis et al. 2019) no estuário Mar Pequeno, possibilitando a redução da salinidade intersticial e disponibilidade de N nas áreas de manguezal e, conseqüentemente permitiu a invasão das macrófitas aquáticas (SAMPAIO et al., *em revisão*). Nesse estudo, avaliamos a estrutura da vegetação como biomassa acima do sedimento e os estoques de C e N no

sedimento nas áreas de manguezal invadidas por macrófitas aquáticas em comparação com áreas de manguezal de franja não invadidas do setor norte no CEL de Cananéia-Iguape.

Nossos resultados evidenciaram o impacto negativo sobre as espécies de mangue nas áreas invadidas. Constatamos elevada mortalidade de indivíduos de mangue e menor área basal viva, que indica menor densidade de indivíduos vivos nas parcelas invadidas e a dominância das invasoras nessas áreas. Nesse sentido, constatamos também a redução da biomassa acima do sedimento nas áreas invadidas em relação às áreas não invadidas. A elevada mortalidade nas áreas invadidas próximas ao Valo Grande tem sido constatada nos últimos anos de monitoramento dessas áreas (Cunha-Lignon et al. 2015). Como consequência, isso pode representar a longo prazo uma redução no estoque de C na biomassa acima do sedimento pela redução do sequestro de CO₂ das espécies nativas, comprometendo um serviços ecossistêmico importante de armazenamento de C (Donato et al. 2011; Alongi 2012). O impacto da invasão de plantas sobre a comunidade nativa tem sido relacionado à redução significativa do valor adaptativo (*fitness*) e modificação da estrutura e redução da abundância das espécies nativas (Vila et al. 2011).

A mortalidade massiva de indivíduos de mangue tem sido relacionadas à eventos como furacões e *tsunamis* e com mudanças no ambiente físico como aumento drástico na salinidade associado à alterações antrópicas estruturais na paisagem como a redução da descarga dos rios que podem também inibir o mecanismo de regeneração do mangue (Jimenez et al. 2012; Röderstein et al. 2013). No caso do presente estudo, a alta mortalidade do mangue nas áreas invadidas pode estar associada à perda de habilidade competitiva em detrimento da invasão. A invasão das macrófitas é favorecidas pelas condições de baixa salinidade e a maior disponibilidade N de origem antrópica das atividades agrícolas e esgoto da bacia do rio Ribeira de Iguape carregada através do Valo Grande (SAMPAIO et al., em revisão), que pode ser um recurso crucial na promoção do rápido crescimento e dispersão e dominância das invasoras nessas áreas (Dukes and Mooney 1999; González-Muñoz et al. 2013; Gufu et al. 2018).

Apesar do grupo das macrófitas aquáticas incluem espécies de diversos grupos taxonômicos distintos (Chambers et al. 2008), exibem características comuns de alta produtividade, ciclos de vida curto e são altamente eficientes na captação de nutrientes do

sedimento e da coluna d'água (Pieterse and Murfhy 1993; Wetzel 2001; Byers et al. 2006). Sob condições favoráveis como a disponibilidade de nutrientes, as macrófitas podem aumentar significativamente sua biomassa em poucos dias (Chambers et al. 2008). De fato, nossos resultados evidenciaram que as macrófitas aquáticas invasoras apresentaram C:N foliar duas vezes menor, altas concentrações de N foliares e maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$ foliares em comparação com as espécies de mangue na área invadida, o que sugere alta demanda de N pelas invasoras. Por outro lado, as plantas de mangue são eficientes em conservar e reciclar nutrientes através de reabsorção e retranslocação de N e P antes da abscisão foliar (Alongi 2012), permitindo que a planta utilize novamente o mesmo nutriente para suas necessidades fisiológicas.

As diferenças observadas - maiores valores de C:N e $\delta^{15}\text{N}$ - das folhas de mangue entre as áreas invadidas e não invadidas (com composição de espécies de mangue praticamente similares) e também entre as folhas de mangue e a serapilheira de mangue na área invadida pode representar diferenças na disponibilidade de nutrientes no ambiente e, assim, um cenário de limitação por N das espécies nativas, nas áreas invadidas, em detrimento da alta demanda de N pelas macrófitas tendo em vista os altos teores foliares e a baixa razão C:N. As menores concentrações de N-NO_3^- no sedimento da área invadida em comparação com área não invadidas do presente estudo e demais áreas não invadidas do CEL de Cananéia-Iguape (Reis et al., em revisão; Sampaio et al., em revisão), também provavelmente refletem o alto consumo de N pelas espécies invasoras, assim como pode indicar, indiretamente, perdas de N para a atmosfera (Reis et al., 2019). Assim, nas áreas invadidas, a disponibilidade de N pode estar sendo regulada pela alta demanda de N das macrófitas invasoras, em detrimento da limitação desse recurso para as espécies nativas.

Em função desta alta de demanda de N, as macrófitas aquáticas invasoras introduzem uma serapilheira com menores razões C:N comparada a serapilheira do mangue no sedimento. Este material foliar das macrófitas pode contribuir para uma maior intensificação da dinâmica de decomposição da matéria orgânica, maior atividade microbiana, e maiores taxas da mineralização de N no sedimento (Liao et al. 2008; Vila et al. 2011; Lee et al. 2017).

Várias fontes que contribuem para a matéria orgânica no sedimento de ecossistemas de manguezal, mas as principais são autóctones, sendo (i) serapilheira (folhas, galhos,

propágulos, e etc), (ii) a produção de micro ou macro algas e fitoplâncton na coluna de água local e, finalmente, (iii) as contribuições alóctones de material de origem marinha e ribeirinha (Bouillon et al. 2008a; Kristensen et al. 2008). Dessa forma, a dominância do sub-bosque formando uma cobertura densa no sedimento e a redução das espécies de mangue devido à alta mortalidade nas áreas invadidas pode representar uma fonte importante de *input* de matéria orgânica para o sedimento.

O $\delta^{13}\text{C}$ foliar das áreas invadidas (considerando invasoras e mangue) exibiu maiores valores comparado às áreas não invadidas, indicando a ocorrência de algumas espécies C_4 , mas com predominância de invasoras de via C_3 . Contudo, para o $\delta^{13}\text{C}$ foliar entre as macrófitas e mangue na área invadida e o $\delta^{13}\text{C}$ no sedimento entre as áreas não invadidas e invadidas, não observamos diferenças, o que reflete a predominância da contribuição de espécies de via fotossintética C_3 (invasoras e mangue) na matéria orgânica do sedimento. Dessa forma, nossa hipótese em que as áreas invadidas teriam uma contribuição na matéria orgânica do sedimento fonte C_4 refletida no sedimento não foi corroborada.

A menor biomassa acima do sedimento de mangue pode reduzir, a longo prazo, o aporte de serapilheira nativa para o sedimento nas áreas invadidas. Em contrapartida, pode ocorrer o aumento na contribuição da serapilheira oriunda das invasoras com altos teores de N para o sedimento, levando em consideração a alta produtividade e cobertura dominante das macrófitas aquáticas nas áreas invadidas, uma vez que uma maior produção de serapilheira implica em maiores taxas de entrada de elementos no solo (Liao et al. 2008). Dessa forma, em teoria, tanto o incremento de N através da invasão pelas macrófitas aquáticas, como a entrada de N antrópico via poluição da água oriundo de atividades agrícolas (fertilizantes) e esgoto transportado pelo Valo Grande até o estuário e áreas de manguezais adjacentes (Reis et al. 2019), tem potencial de intensificar/alterar a dinâmica e alterar os estoques de N e C nas áreas invadidas.

Não houve diferenças entre as áreas no $\delta^{15}\text{N}$ e C:N no sedimento nas áreas invadidas apesar da dominância de invasoras que possuem atributos foliares com características mais lábeis (alto teor de N e baixa C:N foliar). Uma possível explicação para isso, poderia estar relacionada ao alto requerimento de N por parte das invasoras, levando a um alto consumo tanto do NH_4^+ e NO_3^- formados a partir da mineralização da matéria orgânica no sedimento,

além de que o excesso de N de origem antrópica pode estar sendo rapidamente perdido do sistema como observado em um estudo em manguezais na mesma na região sob grande influência da entrada de N antrópico através do Valo Grande (Reis et al. 2019). Além disso, a entrada de fertilizantes nitrogenados inorgânicos nestas áreas têm assinaturas de $\delta^{15}\text{N}$ mais baixas do que a matéria orgânica (Reis et al. 2019), indicando que na área invadida há uma entrada de formas de N com valores baixos de $\delta^{15}\text{N}$. Em um estudo nas áreas de manguezal de franja sem invasão próximas ao Valo Grande afetadas pelo excesso de N antrópico, os elevados valores de $\delta^{15}\text{N}$ no sistema sedimento-planta comparado à áreas de manguezal não enriquecidas por N antrópico indicaram que as entradas antropogênicas de N conduziram ao aumento de perdas de N para atmosfera (Reis et al. 2019).

A invasão de plantas tem capacidade de intensificar o processo de decomposição da serapilheira e esse aumento pode ser atribuído às diferenças a qualidade do material foliar entre invasoras e espécies nativas (Asthon et al. 2005; Lee et al. 2017), tendo em vista que, de maneira geral, os maiores impactos nos estoques e ciclagem de N e C devido a invasão de plantas de uma forma geral foram observados quando as espécies invasoras possuíam atributos foliares ricos em N, por exemplo (altos teores de N e baixas C:N) (Ehrenfeld 2003; Lee et al. 2017).

Espécies invasoras geralmente exibem maior conteúdo de N nas folhas maduras e serapilheira e baixas razões C:N e lignina:N do que espécies nativas (Liao et al. 2008; Vila et al. 2011). Nossos resultados indicaram a redução do estoque de N no sedimento de áreas de manguezal em função da invasão por macrófitas aquáticas. Diversos estudos mostraram indícios de mecanismos que controlam a degradação da serapilheira em ambientes de manguezais, como a frequência de inundação, a abundância de fauna detritívora, espécies de manguezais e a *razão C:N inicial* (Kristensen et al. 2008). Além disso, vários estudos experimentais de decomposição utilizando *litterbags* observaram uma relação inversa entre a C:N das folhas de mangue com a constante de decaimento de massa (Kristensen et al. 2008). Dessa forma, a introdução de um material foliar com alto teor de N foliar e baixa C:N pode resultar na intensificação da decomposição e perdas para atmosfera. A redução no estoque de N verificada possivelmente está associada a esses fatores.

Uma meta-análise global que avaliou a alteração nos ciclos de C e N pela invasão de plantas, incluindo áreas úmidas, foi verificado o aumento dos estoques de C e N (Liao et al. 2008). Esses resultados foram atribuído, principalmente, ao aumento da produtividade primária das espécies invasoras na área invadida, ao aumento da decomposição da serapilheira, atributos foliares com altos teores de N (Liao et al. 2008). Contudo, em outra meta análise foi verificado a redução da decomposição da serapilheira em detrimento da invasão (Vila et al. 2011) evidenciando a heterogeneidade entre os resultados dos estudos e a necessidade de mais estudos, principalmente, em ambientes como as áreas úmidas (*wetlands*) reconhecidas pela sua alta relevância biogeoquímica.

Estudos verificaram valores de $\delta^{15}\text{N}$ no sedimento de um *wetland* costeiro invadido foi significativamente maior do que sedimento com cobertura nativa devido à perda de N no sedimento através do aumento da mineralização de N e possivelmente da lixiviação de nitrato (Cheng et al. 2008; Yang et al. 2015). Em nosso estudo não observamos esse padrão de valores elevados de $\delta^{15}\text{N}$ no sedimento das áreas invadidas. Também não observamos alterações no estoque de C, C:N e concentrações de %N e %C no sedimento, com exceção do estoque de N, possivelmente, pelo curto tempo de invasão de 7 anos (Cunha-Lignon et al. 2011). A alta influência hidrodinâmica que manguezais de franja estão sujeitos, uma vez que ocorrem em locais onde a topografia os expõe a regimes de maré e aos pulsos de água doce (Woodroffe et al. 2016), promove a exportação de formas de C e N dissolvidas para ambientes adjacentes pode ser uma das explicações, sobretudo intensificação dos fluxos de água doce pelo Valo Grande nessas áreas invadidas. Além disso, as reduzidas taxas de decomposição da matéria orgânica verificada em ambientes de manguezal em função da condição de saturação do sedimento (anoxia) podem ser um fator importante (Bouillon et al. 2008b; Kristensen et al. 2008). Finalmente, uma outra explicação para que as variáveis do sedimento não tenham respondido diretamente aos efeitos da invasão pode ser devido aos processos da dinâmica da matéria orgânica no sedimento também serem regulados por fatores abióticos, o que pode obscurecer as relações esperadas entre as características foliares e as variáveis de N e C no sedimento. Por exemplo, as taxas de acúmulo de carbono no sedimento em manguezais dependem de fatores como produtividade florestal, taxa de exportação e consumo *in situ*. Todos esses fatores são altamente regulados pelo regime hidrológico, a atividade da fauna e temperatura (Lee et al. 2014).

4. Conclusões

O presente estudo evidenciou os impactos da invasão biológica em manguezais. Redução nos estoques de N no sedimento e da biomassa acima do sedimento são os principais efeitos detectados até o momento. Esses resultados indicam que para a manutenção desses ecossistemas e seus serviços, se faz necessário manter de fato as espécies nativas. A substituição de espécies nativas C_3 por espécies invasoras C_3 indicam que ainda não houve tempo para haver alterações no estoque de C no sedimento. Nesse sentido, mais estudos de longo prazo são necessários para monitorar as alterações nos pools desses ecossistemas.

Nosso estudo evidenciou o impacto negativo da invasão biológica sobre a biomassa dos ecossistemas de manguezal. A redução da biomassa acima do sedimento pode representar impactos adversos locais para a manutenção do ecossistema de manguezal nessas áreas, biodiversidade dependente, para o armazenamento de C a longo prazo e todos os serviços ecossistêmicos associados.

Apesar de haver invasão biológica, o sedimento nas áreas de manguezal invadidas não apresentou contribuição de fontes C_4 na matéria orgânica, devido à predominância de espécies invasoras e do mangue de via fotossintética C_3 .

A invasão biológica também resultou em redução do estoque de N no sedimento, o que pode estar associado alta demanda de N pelas invasoras e posterior introdução no sedimento de uma serapilheira mais lábil comparada à serapilheira das espécies de mangue. Não foram observadas alterações no estoque de C nas áreas invadidas, o que pode ter relação com o tempo da invasão, a decomposição lenta característica desses sistemas, a exportação de formas C dissolvido pela dinâmica hidrológica em que os manguezais de franja estão sujeitos, e com outros fatores abióticos.

Desenvolver uma compreensão mais ampla dos efeitos da invasão de plantas em manguezais sobre comunidade nativa e sobre dinâmica da matéria orgânica no sedimento é crucial, tendo em vista o papel relevante que esses sistemas desempenham no sequestro de C na biomassa acima do sedimento de mangue e no sedimento.

5. Referências

- Alongi DM (2012) Carbon sequestration in mangrove forests. *Carbon Manag* 3:313–322. doi: 10.4155/cmt.12.20
- Alongi DM (2014) Carbon Cycling and Storage in Mangrove Forests. *Ann Rev Mar Sci* 6:195–219. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010213-135020>
- Alongi DM (2018) Impact of Global Change on Nutrient Dynamics in Mangrove Forests. *Forests* 9:1–13. doi: <https://10.3390/f9100596>
- Alvares CA, Stape L, Sentelhas PC, et al (2014) Koppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Zeitschrift* 22:711–728. doi: <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Asthan IW, Hyatt LA, Howe KM, et al (2005) Invasive species accelerate decomposition and litter nitrogen loss in a mixed deciduous forest. *Ecol Appl* 15:1263–1272. doi: 10.1890/04-0741
- Besnard W (1950) Considerações gerias em torno da região lagunar de Cananéia-Iguape. *Bol do Inst Paul Oceanogr* 1:9–26
- Biswas SR, Biswas PL, Limon SH, et al (2018) Plant invasion in mangrove forests worldwide. *For Ecol Manage* 429:480–492. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.046>
- Biswas SR, Choudhury JK, Nishat A, Rahman MM (2007) Do invasive plants threaten the Sundarbans mangrove forest of Bangladesh? *For Ecol Manage* 245:1–9. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.02.011>
- Biswas SR, Khan SI, Mallik AU (2012) Invaders' control on post-disturbance succession in coastal mangroves. *J Plant Ecol* 5:157–166. doi: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtr050>
- Bouillon S, Borges A V., Castañeda-Moya E, et al (2008a) Mangrove production and carbon sinks: A revision of global budget estimates. *Global Biogeochem Cycles* 22:1–12. doi: 10.1029/2007GB003052
- Bouillon S, Borges A V., Castañeda-Moya E, et al (2008b) Mangrove production and carbon sinks: A revision of global budget estimates. *Global Biogeochem Cycles* 22:. doi: 10.1029/2007GB003052
- Byers JE, Cuddington K, Jones CG, et al (2006) Using ecosystem engineers to restore ecological systems. *Trends Ecol Evol* 21:493–500. doi: 10.1016/j.tree.2006.06.002
- Chambers PA, Canada E, Lacoul P (2008) Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. *Hydrobiologia* 595:. doi: 10.1007/978-1-4020-8259-7
- Chen Y, Chen G, Ye Y (2015) Coastal vegetation invasion increases greenhouse gas emission from wetland soils but also increases soil carbon accumulation. *Sci Total Environ* 526:19–28. doi: 10.1016/j.scitotenv.2015.04.077
- Cheng X, Chen J, Luo Y, et al (2008) Assessing the effects of short-term *Spartina alterniflora*

- invasion on labile and recalcitrant C and N pools by means of soil fractionation and stable C and N isotopes. *Geoderma* 145:177–184. doi: 10.1016/j.geoderma.2008.02.013
- Craine JM, Brookshire ENJ, Cramer MD, et al (2015) Ecological interpretations of nitrogen isotope ratios of terrestrial plants and soils. 1–26. doi: 10.1007/s11104-015-2542-1
- Cunha-Lignon M, Almeida RDE, Galvani E, et al (2015) Monitoramento de manguezais: abordagem integrada frente às alterações ambientais. In: *Anais do VIII Congresso Brasileiro de Unidades de Conservação - Trabalhos Técnicos* (pp. 1–17).
- Cunha-Lignon M, Kampel M, Menghini RP, et al (2011) Mangrove Forests Submitted to Depositional Processes and Salinity Variation Investigated using satellite images and vegetation structure surveys. *J Coast Res* 1:344–348. doi: <https://doi.org/10.1080/01431161.2011.641511>
- Cunha-Lignon M, Menghini RP (2016) Invasive species of aquatic macrophytes affecting mangrove forests structure and conservation in protected areas. In: *In: Mangrove and Macrobenthos Meeting 4 Abstract Book*. St. Augustine, Florida, p 85
- Donato DC, Kauffman JB, Murdiyarso D, et al (2011) Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics. *Nat Geosci* 4:293–297. doi: <https://doi.org/10.1038/ngeo1123>
- Dukes JS, Mooney HA (1999) Does global change increase the success of biological invaders? *Trends Ecol. Evol.* 14:135–139
- Ehleringer JR, Buchmann N, Flanagan LB (2000) Carbon isotope ratios in belowground carbon cycle processes. *Ecol Appl* 10:412–422. doi: [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0412:CIRIBC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0412:CIRIBC]2.0.CO;2)
- Ehrenfeld JG (2010) Ecosystem Consequences of Biological Invasions. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 41:59–80. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-102209-144650
- Ehrenfeld JG (2003) Effects of Exotic Plant Invasions on Soil Nutrient Cycling Processes. *Ecosystems* 6:503–523. doi: 10.1007/s10021-002-0151-3
- Feng J, Zhou J, Wang L, et al (2017) Effects of short-term invasion of *Spartina alterniflora* and the subsequent restoration of native mangroves on the soil organic carbon, nitrogen and phosphorus stock. *Chemosphere* 184:774–783. doi: 10.1016/j.chemosphere.2017.06.060
- González-Muñoz N, Castro-Díez P, Parker IM (2013) Differences in nitrogen use strategies between native and exotic tree species: Predicting impacts on invaded ecosystems. *Plant Soil* 363:319–329. doi: <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1329-x>
- Gufu GD, Manea A, Vorreiter L, Leishman MR (2018) Do invasive exotic and native freshwater plant species respond similarly to low additional nitrate doses? *Aquat Bot* 151:1–8. doi: <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2018.07.007>
- III APG (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot J Linn Soc* 161:105–121. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>
- Ingram RL (1971) Sieve analysis. In: CARVER RE (ed. . (ed) *Procedures in Sedimentary*

Petrology. pp 49–69

- Jimenez JA, Lugo AE, Cintron G, et al (2012) Tree Mortality in Mangrove Forests in Mangrove Forests ' Tree Mortality. *Assoc Trop Biol Conserv* 17:177–185
- Kramer TD, Warren RJ, Tang Y, Bradford MA (2012) Grass Invasions Across a Regional Gradient are Associated with Declines in Belowground Carbon Pools. *Ecosystems* 15:1271–1282. doi: 10.1007/s10021-012-9583-6
- Kristensen E, Bouillon S, Dittmar T, Marchand C (2008) Organic carbon dynamics in mangrove ecosystems: A review. *Aquat Bot* 89:201–219. doi: 10.1016/j.aquabot.2007.12.005
- Lee MR, Bernhardt ES, van Bodegom PM, et al (2017) Invasive species' leaf traits and dissimilarity from natives shape their impact on nitrogen cycling: a meta-analysis. *New Phytol* 213:128–139. doi: <https://doi.org/10.1111/nph.14115>
- Lee SY, Primavera JH, Dahdouh-guebas F, et al (2014) Ecological role and services of tropical mangrove ecosystems: a reassessment. 726–743. doi: <https://doi.org/10.1111/geb.12155>
- Liao C, Luo Y, Jiang L, et al (2007) Invasion of *Spartina alterniflora* Enhanced Ecosystem Carbon and Nitrogen Stocks in the Yangtze. *Ecosystems* 1351–1361. doi: 10.1007/s10021-007-9103-2
- Liao C, Peng R, Luo Y, et al (2008) Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta-analysis. *New Phytol* 117:706–714. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02290.x>
- Lu W, Yang S, Chen L, et al (2014) Changes in carbon pool and stand structure of a native subtropical mangrove forest after inter-planting with exotic species *Sonneratia apetala*. *PLoS One* 9:1–8. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0091238>
- Mahiques M de M, Burone L, Figueira RCL, et al (2009) Anthropogenic influences in a lagoonal environment: A multiproxy approach at the valo grande mouth, Cananéia-Iguape system (SE Brazil). *Brazilian J Oceanogr* 57:325–337. doi: <https://doi.org/10.1590/S1679-87592009000400007>
- Mahiques MM, Figueira RCL, Salaroli AB, et al (2013) 150 years of anthropogenic metal input in a Biosphere Reserve: The case study of the Cananéia-Iguape coastal system, Southeastern Brazil. *Environ Earth Sci* 68:1073–1087. doi: <https://doi.org/10.1007/s12665-012-1809-6>
- Mao Z, Lai M, Zhao Z, Yang X (2011) Effect of invasion plants (*Mikania micrantha* H. B. K.) on carbon stock of mangrove ecosystem in Shenzhen Bay. *Ecol Environ Sci* 20:1813–1818
- Medeiros TCC, Sampaio EVSB (2008) Allometry of aboveground biomasses in mangrove species in Itamaraca. 323–330. doi: 10.1007/s11273-007-9069-z
- Pieterse AH, Murfhy KJ (1993) *Aquatic Weeds*, 2nd Editio. Oxford University Press, Oxford, UK

- R Core Team (2017) R: A Language and Environment for Statistical Computing
- Reis CRG, Nardoto GB, Oliveira RS (2017) Global overview on nitrogen dynamics in mangroves and consequences of increasing nitrogen availability for these systems. *Plant Soil* 1–19. doi: <https://doi.10.1007/s11104-016-3123-7>
- Reis CRG, Reed SC, Oliveira RS, Nardoto GB (2019) Isotopic Evidence that Nitrogen Enrichment Intensifies Nitrogen Losses to the Atmosphere from Subtropical Mangroves. *Ecosystems*. doi: <https://doi.org/10.1007/s10021-018-0327-0>
- Ren H, Guo Q, Liu H, et al (2014) Patterns of Alien Plant Invasion across Coastal Bay Areas in Southern China. *J Coast Res* 30:448–455. doi: <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-13-00096.1>
- Röderstein M, Hauffe T, Schnetter M-L, et al (2013) Long-term vegetation changes in a tropical coastal lagoon system after interventions in the hydrological conditions. *Aquat Bot* 113:19–31. doi: <http://doi.org/10.1016/j.aquabot.2013.10.008>
- Schaeffer-Novelli Y, Cintrón-Molero G, Soares MLG, De-Rosa T (2000) Brazilian mangroves. *Aquat Ecosyst Health Manag* 3:561–570. doi: <https://doi.org/10.1080/14634980008650693>
- Schaeffer-Novelli Y, Cintrón G (1986) Guia para estudo de áreas de manguezal. Estrutura, função e flora
- Schaeffer-Novelli Y, Mesquita H de SL, Cintrón-Molero G (1990) The Cananéia Lagoon Estuarine System, São Paulo, Brazil. *Estuaries* 13:193–203
- Schaeffer-Novelli Y, Vale CC do, Cintrón G (2015) Monitoramento do ecossistema manguezal: estrutura e características funcionais. In: Books S (ed) *Protocolos para o monitoramento de habitats bentônicos costeiros – Rede de Monitoramento de Habitat Bentônicos Costeiros – ReBentos*. Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo, São Paulo, pp 62–80
- Siikamäki J, Sanchirico JN, Jardine SL (2012) Global economic potential for reducing carbon dioxide emissions from mangrove loss. *PNAS* 109:. doi: [10.1073/pnas.1200519109](https://doi.org/10.1073/pnas.1200519109)
- Spalding M, Kainuma M, Collins L (2010) *World Atlas of Mangroves*. Earthscan, London
- Steffen W, Richardson K, Rockström J, et al (2015) Comment on “planetary boundaries: Guiding human development on a changing planet.” *Science* (80-) 348:1217–c. doi: [10.1126/science.aaa9629](https://doi.org/10.1126/science.aaa9629)
- Strickland MS, Devore JL, Maerz JC, Bradford MA (2010) Grass invasion of a hardwood forest is associated with declines in belowground carbon pools. *Glob Chang Biol* 16:1338–1350. doi: [10.1111/j.1365-2486.2009.02042.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02042.x)
- Veldkamp E (1994) Organic Carbon Turnover in Three Tropical Soils under Pasture after Deforestation. *Soil Sci Soc Am J* 58:175. doi: [10.2136/sssaj1994.03615995005800010025x](https://doi.org/10.2136/sssaj1994.03615995005800010025x)
- Vila M, Espinar JL, Hejda M, et al (2011) Ecological impacts of invasive alien plants : a meta-analysis of their effects on species , communities and ecosystems. *Ecol Lett*

14:702–708. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>

- Vilà M, Weiner J (2004) Are invasive plant species better competitors than native plant species? - Evidence from pair-wise experiments. *Oikos* 105:229–238
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Westbrooks R (1996) Biological invasions as global environmental change. *Am Sci* 84:218–228
- Wang M, Wang Q, Sha C, Chen J (2018) *Spartina alterniflora* invasion affects soil carbon in a C3plant-dominated tidal marsh. *Sci Rep* 8:1–11. doi: 10.1038/s41598-017-19111-1
- Wetzel RG (2001) *Limnology: Lake and River Ecosystems*, 3rd edn. Academic Press, San Diego, California
- Woodroffe CD, Rogers K, McKee KL, et al (2016) Mangrove Sedimentation and Response to Relative Sea-Level Rise. *Ann Rev Mar Sci* 8:243–266. doi: 10.1146/annurev-marine-122414-034025
- Yang W, An SQ, Zhao H, et al (2015) Labile and Recalcitrant Soil Carbon and Nitrogen Pools in Tidal Salt Marshes of the Eastern Chinese Coast as Affected by Short-Term C⁴ Plant *Spartina alterniflora* Invasion. *Clean - Soil, Air, Water* 43:872–880. doi: 10.1002/clen.201300846
- Zhang Y, Ding W, Luo J, Donnison A (2010) Changes in soil organic carbon dynamics in an Eastern Chinese coastal wetland following invasion by a C⁴ plant *Spartina alterniflora*. *Soil Biol Biochem* 42:1712–1720. doi: 10.1016/j.soilbio.2010.06.006

Material Suplementar – Capítulo 2

Tabela suplementar 1. Média e desvio padrão das variáveis da serapilheira de mangue e estatística de comparação de médias em função das áreas de manguezal não invadidas e invadidas em julho de 2017, no setor norte do Complexo Estuarino Lagunar de Cananéia-Iguape

		Áreas de manguezal não invadidas	Áreas de manguezal invadidas	Estatística
Serapilheira nativa	C:N	47,9 ± 3,9	48,9 ± 13,7	t(6)=0,13611, p=0,8962
	% N	0,8 ± 0,2	0,8 ± 0,1	t(6)=0,29946, p= 0,7747
	$\delta^{13}\text{C}$	-29,0 ± 0,0	-29,3 ± 0,3	W=(4,5), p= 0,3836
	$\delta^{15}\text{N}$	3,7 ± 0,8	4,2 ± 0,7	t(6)= 0,92366 ,p= 0,3913

Tabela suplementar 2. Média e desvio padrão da densidade aparente do sedimento 0-20 cm de profundidade das áreas de manguezal não invadidas e invadidas em julho de 2017, no setor norte do Complexo Estuarino Lagunar de Cananéia-Iguape

	Áreas de manguezal não invadidas	Áreas de manguezal invadidas
Densidade aparente (kg/dm ³)	0,43 ± 0,09	0,68 ± 0,18