



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
EMBRAPA AMAZÔNIA ORIENTAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

FABIELLE MUCIO BANDO

O potencial invasor de *Urochloa arrecta* (Poaceae): o papel dos distúrbios sobre o estabelecimento e o impacto sobre assembleias de macrófitas aquáticas nativas

Belém
2020

FABIELLE MUCIO BANDO

O potencial invasor de *Urochloa arrecta* (Poaceae): o papel dos distúrbios sobre o estabelecimento e o impacto sobre assembleias de macrófitas aquáticas nativas

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do convênio da Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito parcial para obtenção do título de Doutora em Ecologia.

Área de concentração: Ecologia.

Linha de Pesquisa: Ecologia de Comunidades e Ecossistemas

Orientadora: Prof^ª. Dr^ª. Thaisa Sala Michelan
Coorientador: Prof. Dr. Roger Paulo Mormul

Belém
2020

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Pará
Gerada automaticamente pelo módulo Ficat, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)**

B214p Bando, Fabielle Mucio.
O potencial invasor de *Urochloa arrecta* (Poaceae): o papel dos distúrbios sobre o estabelecimento e o impacto sobre assembleias de macrófitas aquáticas nativas / Fabielle Mucio Bando. — 2019.
77 f. : il. color.

Orientador(a): Prof^ª. Dra. Thaisa Sala Michelan
Coorientador(a): Prof. Dr. Roger Paulo Mormul
Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Pará, Instituto de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Belém, 2019.

1. Invasão biológica. 2. Planta aquática. 3. Eutrofização.
4. Homogeneização biótica. 5. Diversidade beta. I. Título.

CDD 574.524

FABIELLE MUCIO BANDO

O potencial invasor de *Urochloa arrecta* (Poaceae): o papel dos distúrbios sobre o estabelecimento e o impacto sobre assembleias de macrófitas aquáticas nativas

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do convênio da Universidade Federal do Pará e Embrapa Amazônia Oriental, como requisito parcial para obtenção do título de Doutora em Ecologia pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof^ª. Dr^ª. Thaisa Sala Michelan
Universidade Federal do Pará (UFPA) (Presidente)

Dr^ª. Grazielle Sales Teodoro
Universidade Federal do Pará (UFPA)

Dr. Raphael Ligeiro Barroso Santos
Universidade Federal do Pará (UFPA)

Dr^ª. Priscilla de Carvalho
Universidade Federal de Goiás (UFG)

Dr^ª. Jascieli Carla Bortolini
Universidade Federal de Goiás (UFG)

Dr^ª. Karina Fidanza Rodrigues
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Dr^ª. Louizi de Souza Magalhães Braghin
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Dr^ª. Danielle Katharine Petsch
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

*Dedico este trabalho aos meus pais
Cida e Cido e irmãos Fran e Fer e ao
meu esposo Bruno por todo apoio
durante essa jornada*

AGRADECIMENTOS

A minha orientadora Thaisa, que me deu a oportunidade em realizar o doutorado, que muito me ensinou, pelo conhecimento e incentivo e por ter me acolhido na cidade de Belém por tantas vezes.

Ao meu coorientador Roger, que me trouxe tanto conhecimento, uma pessoa humana e extremamente capacitada no que faz. Além de ser um grande amigo e companheiro de bons jantares.

Aos colegas do laboratório de Ecologia e Conservação (LABECO) e de Ecologia de Produtores Primários (ECOPRO), em especial a Maria José (Shakira), que tanto me acolheu em Belém, com ela tudo ficou mais fácil nas minhas idas e vindas. E a Ana, minha companheira de laboratório, dividindo os perrengues da vida. A todos que me acolheram de coração aberto, agradeço imensamente!

Aos colegas dos laboratórios de Ecologia de Lagos Rasos e Invasões (LESLIN) e de Macrófitas Aquáticas (UEM), em especial ao Rodrigo e Bruno Santini que participaram ativamente da preparação do experimento e coleta de dados e a Dani e Dieison pelas discussões científicas.

Ao meu amor Bruno Figueiredo, que me acompanhou de perto nesta caminhada e foi além de companheiro de vida, foi muitas vezes professor, orientador e um tanto psicólogo. Me mostrou ser capaz e encarar a vida de forma alegre e leve. Os dias ao lado dele são mais felizes!

Aos meus pais Cido e Cida, sem os quais eu não teria chegado até aqui. Pelo carinho, amor e incentivo de todos os dias para que eu alcance meus sonhos e objetivos.

Aos meus irmãos Fernando e Francieli, que mesmo distantes sempre estiveram próximos.

Aos meus sobrinhos João Victor e Laura Regina que mesmo longe, me mostram a razão de viver, me trazem alegria e mostram que a vida é mais colorida com eles.

A minha família Paraibana que sempre me incentivou mesmo de longe.

A todos os amigos de Maringá, Paraíba e Cuiabá que sempre me apoiaram nas minhas escolhas e estão presentes nas alegrias e tristezas da vida.

A Gi Manetta, minha madrinha, amiga e que tanto me apoiou para que o doutorado desse certo.

Aos membros da banca por aceitarem prontamente o convite para avaliação deste trabalho e pelas valiosas sugestões.

Ao programa de Pós-graduação em Ecologia, desde os professores, que ao difundir o conhecimento embasaram todo o meu pensamento teórico e prático desta pesquisa, aos funcionários e aos amigos discentes.

Ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (NUPELIA/UEM) por todo o apoio logístico e em especial ao professor Nei que disponibilizou a casa de vegetação para que o experimento fosse realizado e aos dados cedidos do reservatório de Itaipu. Agradeço imensamente a ele por todo o conhecimento e sabedoria transmitido e pelas conversas além do trabalho. E a todos que de alguma forma colaboraram com a coleta de dados de Itaipu, muito obrigada!

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos e pelo financiamento da pesquisa como um todo.

A todos que de alguma forma estiveram ao meu lado me ajudando e apoiando direta e indiretamente.

Muito obrigada a todos!

O potencial invasor de *Urochloa arrecta* (Poaceae): o papel dos distúrbios sobre o estabelecimento e o impacto sobre assembleias de macrófitas aquáticas nativas

RESUMO

Ações antrópicas têm causado mudanças abruptas na paisagem e levado diversas espécies à extinção em um curto espaço de tempo. Entre as principais ações humanas que afetam a biodiversidade está a introdução de espécies não nativas, principalmente devido a intensificação do comércio, transporte e turismo nas últimas décadas. O estabelecimento de espécies invasoras ameaça a diversidade de espécies nativas especialmente porque aumentam a competição e tendem a extinguir espécies nativas de distribuição restrita. Em ambientes aquáticos, distúrbios como enriquecimento de nutrientes e redução de cobertura vegetal podem aumentar a susceptibilidade do ambiente à invasão e aumentar a chance de estabelecimento de espécies de macrófitas invasoras. Após invadir uma nova área e se estabelecer, a presença de espécies invasoras pode resultar no aumento da similaridade entre assembleias nativas no espaço e no tempo. No Brasil, a espécie de macrófita exótica invasora, *Urochloa arrecta* (Hack. ex T. Durand & Schinz) Morrone & Zuloaga, espécie originalmente da África, é encontrada em zonas litorâneas de ambientes de água doce e ocorre em alta frequência e biomassa em diversos tipos de ambientes aquáticos. Essa tese tem como objetivo testar o efeito de distúrbios sobre o estabelecimento de *U. arrecta* e o impacto da presença dessa espécie sobre as assembleias de macrófitas nativas. Para isso foi realizado dois trabalhos, no primeiro investigou-se o resultado da interação entre enriquecimento de nutrientes e redução de cobertura vegetal de macrófitas aquáticas sobre o desenvolvimento de *U. arrecta* (i) em um ambiente com plantas nativas estabelecidas e, (ii) a chegada concomitante de propágulos de *U. arrecta* e de espécies nativas. No segundo, avaliou-se a presença de *U. arrecta* aumenta a similaridade entre as assembleias de macrófitas nativas, causando homogeneização biótica taxonômica e de grupos funcionais dessas assembleias, no espaço e no tempo. Os resultados obtidos mostraram que distúrbios severos combinados potencializam as chances de sucesso de estabelecimento em ambientes em que *U. arrecta* cresceu conjuntamente com as espécies nativas. Além disso, os resultados evidenciaram que a presença de *U. arrecta* nas assembleias de macrófitas está relacionada a homogeneização biótica tanto espacial quanto temporal de toda a assembleia de macrófitas nativas. Os estudos, tanto do papel dos distúrbios nas invasões biológicas quanto do impacto

causado por espécies invasoras são de extrema importância no atual cenário de alterações ambientais mediadas por ações humanas, pois são base para o aprimoramento de medidas de manejo eficientes para a conservação da biodiversidade nativa.

Palavras-chave: Cobertura vegetal, diversidade beta, eutrofização, homogeneização biótica, invasão biológica, planta aquática.

The invasive potential of *Urochloa arrecta* (Poaceae): the role of disturbances on the establishment and the impact on native aquatic macrophytes assemblages

ABSTRACT

Environmental changes alter the species diversity because some species cannot survive under the new environmental conditions. The problem is that human actions have caused abrupt environmental changes and led several species to extinction. Among the main human actions that affect biodiversity is the introduction of non-native species, mainly due to the intensification of trade, transport and tourism in the last decades. Biological invasions threaten species diversity in both terrestrial and aquatic ecosystems, as invasive species tend to extinguish specialist and rare species and maintain generalist and widely distributed species. In freshwater environments, disturbances such as eutrophication and plant cover reduction can increase the environment susceptibility to invasion and facilitate the establishment of invasive species. Then, the presence of invasive species can increase the similarity among native assemblages through space and time. In Brazil, the invasive exotic macrophyte, *Urochloa arrecta* (Hack. Ex T. Durand & Schinz) Morrone & Zuloaga, native to Africa, is found in coastal areas of freshwater environments and occurs in high frequency and biomass in several aquatic environments. Here, we tested the effects of disturbances on the establishment of *U. arrecta* and the impact of this species on native macrophyte assemblages through two studies. In the first study, we tested the interactive effect of nutrient enrichment and the plant cover reduction of aquatic macrophyte on the development of *U. arrecta* (i) in an environment with established native plants and, (ii) the concomitant arrival of propagules from *U. arrecta* and from native species. In second study, we evaluated whether the presence of *U. arrecta* increases the similarity among the native macrophyte assemblages, causing taxonomic homogenization and functional groups homogenization, in space and time. The findings revealed that combined disturbances improves the chance of establishment success of *U. arrecta* in environments where it simultaneously grew with native species. Also, the results showed that the presence of *U. arrecta* is related to biotic homogenization of the native macrophyte assemblage in both spatial and temporal scales. Studying the role of disturbances on the chance of establishment of invasive species, and the impact of such establishment on native species are extremely important in the current scenario of human- induced environmental changes. Such type of studies can provide

informative data to improve the efficiency of management measures for the conservation of native biodiversity.

Keywords: aquatic plant, beta diversity, biological invasion, biotic homogenization, eutrophication, plant cover.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	11
1.1 INVASÃO BIOLÓGICA FRENTE A PERTURBAÇÕES AMBIENTAIS.....	12
1.2 IMPACTO DO ESTABELECIMENTO DE ESPÉCIES INVASORAS SOBRE AS ESPÉCIES NATIVAS.....	14
1.3 A MACRÓFITA AQUÁTICA INVASORA <i>Urochloa arrecta</i>	15
REFERÊNCIAS.....	17
2 EFEITOS DO ENRIQUECIMENTO DE NUTRIENTES E DA REDUÇÃO DE COBERTURA VEGETAL SOBRE O DESENVOLVIMENTO DE UMA ESPÉCIE DE MACRÓFITA INVASORA EM DIFERENTES ESTÁGIOS DE INVASÃO	23
RESUMO.....	24
2.1 INTRODUÇÃO.....	25
2.2 MÉTODOS.....	28
2.2.1 ESPÉCIES ESTUDADAS.....	28
2.2.2 DELINEAMENTO E PREPARAÇÃO DOS EXPERIMENTOS.....	29
2.2.3 OBTENÇÃO DOS DADOS.....	31
2.2.4 ANÁLISE DE DADOS.....	33
2.3 RESULTADOS.....	34
2.4 DISCUSSÃO.....	39
REFERÊNCIAS.....	43
3 ESPÉCIE INVASORA HOMOGENEÍZA ASSEMBLEIAS DE MACRÓFITAS NATIVAS DE DIFERENTES GRUPOS FUNCIONAIS	49
RESUMO.....	50
3.1 INTRODUÇÃO.....	51
3.2 MÉTODOS.....	54
3.2.1 ÁREA DE ESTUDO E DELINEAMENTO AMOSTRAL.....	54
3.2.2 ANÁLISE DE DADOS.....	56
3.3 RESULTADOS.....	58
3.4 DISCUSSÃO.....	63
REFERÊNCIAS.....	68
4 CONSIDERAÇÕES FINAIS	76

1 INTRODUÇÃO GERAL

Mudanças ambientais alteram a diversidade de espécies. Historicamente, essas mudanças são lentas e graduais, entretanto ações humanas têm causado mudanças ambientais abruptas, o que tem levado diversas espécies à extinção (Smart et al., 2006; Olden et al., 2018). Entre as principais ações humanas que possuem forte efeito negativo sobre a biodiversidade está a introdução de espécies invasoras (Lövei et al., 2012; Early et al., 2016; Pyšek et al., 2020). O número de espécies introduzidas aumentou muito nos últimos anos em decorrência da globalização, e a consequente intensificação do comércio, transporte e turismo (Meyerson & Mooney, 2013). Além disso, muitas invasões biológicas são facilitadas por ações humanas não intencionais, por exemplo, por meio do cultivo e manejo de espécies não nativas, que geralmente conseguem se dispersar para áreas adjacentes aos cultivos, onde crescem, se estabelecem e se reproduzem (Mack et al., 2000). A intensificação das invasões biológicas é ainda mais preocupante ao se considerar que outras mudanças ambientais estão acontecendo concomitantemente, tais como mudanças climáticas, uso e ocupação do solo, poluição, perda e degradação de habitat (Dukes & Mooney, 2000; Chytrý et al., 2008; Walther et al., 2009; Crooks et al., 2011). Muitas dessas alterações mediadas pelo ser humano podem isoladamente e sinergicamente atuar facilitando os processos de invasão biológica e levar espécies nativas à extinção.

As invasões biológicas têm se destacado como um dos principais problemas ambientais que ameaçam a diversidade tanto em ecossistemas terrestres quanto aquáticos (Qiu & Chen, 2009; Strayer, 2010). Por esse motivo, a susceptibilidade de um ecossistema a espécies exóticas invasoras tem preocupado naturalistas há muito tempo (Elton, 1958). Estudos tem mostrado que uma maior diversidade de espécies nativas reduz a susceptibilidade dos ecossistemas à invasão (p. ex., Kennedy et al., 2002). Em ambientes aquáticos continentais, por exemplo, a alta diversidade de macrófitas aquáticas foi apontada

como um fator chave para o aumento da resistência do ambiente ao estabelecimento de espécies invasoras (Michelan et al., 2013).

Macrófitas aquáticas com potencial invasor possuem características tais como, alta taxa de reprodução vegetativa e alta capacidade de dispersão e tem a capacidade de colonizar novas áreas fora das suas áreas de distribuição original, e causar mudanças em comunidades de macrófitas aquáticas nativas, como exemplo de *Egeria najas* Planch., *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle, *Eicchornia crassipes* (mart.) Solms e *Polygonum* spp. (Pieterse & Murphy, 1990; Finlayson, 2005; Thomaz et al., 2009). Essas características mencionadas, fazem com que esse grupo seja um bom modelo para trabalhos envolvendo ecologia de invasão.

1.1 INVASÃO BIOLÓGICA FRENTE A PERTURBAÇÕES AMBIENTAIS

Assembleias de macrófitas aquáticas estão sujeitas a distúrbios que ocorrem a nível ecossistêmico, como por exemplo, processo de eutrofização e redução de cobertura vegetal. A eutrofização que consiste no enriquecimento de nutrientes dos ambientes aquáticos é caracterizada, especialmente, pelo aumento de nitrogênio e fósforo dissolvidos na água e depositados no sedimento. Esse aumento é em decorrência, principalmente, pelo carreamento de fertilizantes utilizados na agricultura para a água e pelo lançamento de esgoto (Byers, 2002). O enriquecimento de nutrientes pode aumentar a susceptibilidade do ambiente à chegada de espécies invasoras (Wedin & Tilman, 1996; Byers, 2002; Teixeira et al., 2016), pois altas concentrações de nitrogênio e fósforo tornam as condições abióticas limitantes para a maioria das espécies, permanecendo apenas espécies resistentes às novas condições. Assim, em resposta a um abrupto incremento na disponibilidade de nutrientes pode ocorrer um declínio na absorção de recursos pela vegetação residente devido à mortalidade ou debilitação dessas espécies e/ou ao processo de decomposição das mesmas, o que aumenta ainda mais a quantidade disponível de nutriente (Hobbs & Huenneke, 1992; Davis et al.,

2000). Além disso, espécies invasoras podem apresentar maior eficiência na absorção de nutrientes que espécies nativas (Rejmánek, 2011), mesmo aquelas resistentes as novas condições ambientais. Portanto, é esperado que espécies invasoras tenham maior facilidade em colonizar e se estabelecer em ambientes aquáticos sujeitos ao aporte constante de nutrientes.

Por outro lado, além de distúrbios ecossistêmicos como a eutrofização, assembleias de macrófitas aquáticas precisam também lidar com distúrbios que atuam diretamente sobre elas e que resultam em redução de cobertura vegetal. Essa redução de cobertura vegetal de macrófitas aquáticas pode ocorrer tanto como resultado da supressão vegetal e retirada de cobertura vegetal causados pelo ser humano, quanto por ação de herbívoros, e afeta diretamente a composição e a estrutura da comunidade de macrófitas aquáticas, pois reduzem o tamanho populacional e a sobrevivência das espécies (Olf & Ritchie, 1998; Lake & Leishman, 2004; Wood et al., 2017). Esse tipo de distúrbio pode resultar na redução da biomassa das plantas, formando manchas na paisagem, o que interrompe interações competitivas interespecíficas e aumenta a disponibilidade de espaços e de outros recursos como, disponibilidade de luz e nutrientes (Ampong-Nyarko & De Datta, 1993; Gentle & Duggin, 1997). Com isso, pode ocorrer a facilitação da invasão devido a redução da abundância de espécies nativas. Essa redução na abundância pode reduzir a intensidade da resistência biótica da comunidade residente, fazendo com que aumente a biomassa das espécies invasoras nesses ambientes (Bruno et al., 2003; Havel et al., 2005; Dean et al., 2015).

Em diversos ecossistemas aquáticos, assembleias de macrófitas precisam lidar concomitantemente com a eutrofização e a redução da cobertura vegetal, que levam ao aumento de dois importantes recursos (macronutrientes e luz, respectivamente) (Barrett & Ash, 1992; Ampong-Nyarko & De Datta, 1993). Dessa forma, se um distúrbio é seguido ou

atua simultaneamente com outro, é esperado que eles interajam e determinem um aumento na sobrevivência, no crescimento e na capacidade reprodutiva de plantas invasoras e com isso tenham um efeito sinérgico e negativo sobre a comunidade de plantas nativas residentes.

1.2 IMPACTO DO ESTABELECIMENTO DE ESPÉCIES INVASORAS SOBRE AS ESPÉCIES NATIVAS

Tradicionalmente, os padrões de diversidade são primariamente explorados por meio de variações na diversidade alfa, que é a diversidade local das espécies (Whittaker, 1960; Ortega et al., 2018). Apesar disso, um valor de diversidade alfa pode ser pouco informativo para descrever outros aspectos da estrutura e da dinâmica da comunidade como um todo, tais como variações espaciais e temporais entre os ambientes (Anderson et al., 2011). Nesse contexto, a diversidade beta, que se refere a variação na composição de espécies entre locais, é a métrica mais adequada para investigar mudanças na composição das assembleias ao longo do tempo ou do espaço. Dessa forma, a diversidade beta é uma medida sensível a mudanças nas áreas de distribuição das espécies e pode detectar a influência do estabelecimento de espécies invasoras sobre a variação na composição das assembleias nativa no espaço e no tempo (Eros, 2007; Heino et al., 2015; Moi et al., 2021). A chegada de espécies invasoras geralmente está associada à extinção de espécies especialistas e raras, com menor impacto sobre as espécies nativas generalistas e que possuam uma ampla área de distribuição, tornando as comunidades cada vez mais similares entre si após estas serem invadidas (McKinney & Lockwood, 1999; Olden & Poff, 2003).

O processo de aumento na similaridade entre comunidades é conhecido como homogeneização biótica (McKinney & Lockwood, 1999; Olden et al., 2004) e pode ser constatada por meio da observação da diminuição da diversidade beta entre duas ou mais comunidades (Olden, 2006). O aumento na similaridade da composição de espécies também

pode ter uma consequência negativa para toda a biodiversidade e para o fornecimento de serviços ecossistêmicos (Smart et al., 2006; Moi et al., 2021). Como o estabelecimento de uma espécie invasora está associado a substituição de espécies nativas únicas por espécies amplamente distribuídas, a homogeneização biótica causada pela invasão pode reduzir a diversidade beta espacial e temporal (McKinney & Lockwood, 1999; Campbell & Mandrak, 2019). Consequentemente, estudos sobre homogeneização biótica em escala temporal permitem entender as consequências a longo prazo do aumento da similaridade entre as assembleias o que permite entender os impactos duradouros do estabelecimento de espécies invasoras sobre as assembleias nativas (Campbell & Mandrak, 2019).

1.3 MACRÓFITA AQUÁTICA INVASORA *Urochloa arrecta*

Urochloa arrecta (Hack. ex T. Durand & Schinz) Morrone & Zuloaga é uma macrófita aquática nativa da África pertencente à família Poaceae. É uma macrófita enraizada que apresenta caules flutuantes e folhas emergentes, encontrada nas zonas litorâneas de ambientes de água doce (Pott & Pott, 2003). Essa planta invasora em território brasileiro é encontrada em alta frequência de ocorrência e com elevada biomassa em diversos ambientes aquáticos, tais como riachos, lagos, lagoas naturais e artificiais (reservatórios) (Michelan et al., 2010a; Fernandes et al., 2013; Alves et al., 2015). Recentemente foi registrada a ocorrência de *U. arrecta* também na região amazônica (Fares et al., 2020), o que ilustra a rápida expansão de área de distribuição que esta espécie atingiu em todo o território brasileiro. *U. arrecta* além de possuir alta capacidade de dispersão pode se regenerar rapidamente, apresenta alta taxa de crescimento relativo e elevada resiliência após distúrbios hídricos (Michelan et al., 2010b). Em razão dessas características, a expansão na área de distribuição dessa espécie é preocupante para a diversidade da flora e fauna nativa de ecossistemas aquáticos de todo o país (Michelan et al., 2010a; Carniatto et al., 2013).

Portanto, é necessário o entendimento de como a invasividade (i.e., capacidade de uma espécie exótica em se tornar invasora) desta macrófita é afetada em ambientes que continuamente estão sofrendo distúrbios. Similarmente, estudos que mostrem o impacto da *U. arrecta* sobre a assembleia de macrófitas nativas espacialmente e temporalmente são centrais por revelar o que o estabelecimento dessa espécie causa a longo prazo.

Nesse contexto, o presente trabalho é composto por dois capítulos. No primeiro, foi investigado o efeito do enriquecimento de nutrientes e da redução de cobertura vegetal sobre o desenvolvimento da macrófita aquática invasora *U. arrecta* em dois diferentes estágios de invasão: (i) a chegada de propágulos da espécie invasora em um ambiente com macrófitas aquáticas nativas previamente estabelecidas e, (ii) a chegada concomitante no ambiente de propágulos da espécie invasora e de espécies nativas de macrófitas. A hipótese testada foi de que distúrbios potencializam o sucesso de estabelecimento de *U. arrecta* em ambientes em que espécies nativas e a espécie invasora crescem concomitantemente. Foi esperado que o enriquecimento de nutrientes e a redução total de cobertura vegetal de macrófitas em crescimento concomitante possuem efeito sinérgico, favorecendo o desenvolvimento e estabelecimento da *U. arrecta* nos ambientes aquáticos.

O segundo capítulo, utilizando um banco de dados de presença e ausência de espécies de macrófitas ao longo de nove anos, em 17 períodos amostrais, avaliou se a presença de *U. arrecta* aumenta a similaridade entre as assembleias de macrófitas aquáticas nativas tanto espacial quanto temporal em um reservatório subtropical. Além disso, foi avaliado se a presença de *U. arrecta* afeta similarmente diferentes grupos funcionais de macrófitas aquáticas nativas (emergentes, flutuantes e submersas) espacial e temporalmente. A hipótese testada foi de que a presença da espécie invasora *U. arrecta* aumenta a similaridade tanto taxonômica quanto dos grupos funcionais das assembleias de macrófitas aquáticas nativas

no espaço e no tempo, promovendo a homogeneização biótica espacial e temporal das assembleias de macrófitas aquáticas nativas.

REFERÊNCIAS

- Alves, R.M.A., Albuquerque, M.B., Barbosa, L.G., 2015. Status of the invasion of a Poaceae species in tropical semiarid reservoirs. *Planta Daninha* 35, 1-8.
- Ampong-Nyarko, K., De Datta, S.K., 1993. Effects of light and nitrogen and their interaction on the dynamics of rice wheat competition. *Weed Res.* 33, 1-8.
- Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Freestone, A.L., Sandres, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davis, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J., Stegen, J.C., Swenson, N.G., 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14, 19–28.
- Barrett, D.J., Ash, J.E., 1992. Growth and carbon partitioning in rainforest and eucalypt forest species of south coastal New South Wales, Australia. *Aust. J. Bot.* 40, 13-25.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J., Bertness, M.D., 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol. Evol.* 18, 119–125.
- Byers, J.E., 2002. Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos* 97, 449–458.
- Campbell, S.E., Mandrak, N.E., 2019. Temporal dynamics of taxonomic homogenization in the fish communities of the Laurentian Great Lakes. *Divers Distrib.* 25, 1870-1878.
- Carniatto, N., Thomaz, S.M., Cunha, E.R., Fugi, R., Ota, R., 2013. Effects of an invasive alien Poaceae on aquatic macrophytes and fish communities in a neotropical reservoir. *Biotropica* 45, 747-754.

- Chytrý, M., Maskell, L.C., Pino, J., Pyšek, P., Vilà, M., Font, X., Smart, S.M., 2008. Habitat invasions by alien plants: a quantitative comparison among Mediterranean, subcontinental and oceanic regions of Europe. *J. Appl. Ecol.* 45, 448-458.
- Crooks, K.R., Burdett, C.L., Theobald, D.M., Rondinini, C., Boitani, L., 2011. Global patterns of fragmentation and connectivity of mammalian carnivore habitat. *Phil. Trans. R. Soc.* B3662642–2651.
- Davis, M.A., Grime, J.P., Thompson, K., 2000. Fluctuating resources in plant communities: A general theory of invasibility. *J. Ecol.* 88, 528–534.
- Dean, C.E., Day, J., Gozlan, R.E., Diaz, A., 2015. Grazing vertebrates promote invasive Swamp Stonecrop (*Crassula helmsii*) abundance. *Invas. Plant Sci. Manag.* 8, 131-138.
- Dukes, J.S., Mooney, H.A., 2000. Does global change increase the success of biological invaders?, *Trends Ecol. Evol.* 14, 135-139.
- Early, R., Bradley, B.A., Dukes, J.S., Lawler, J.J., Olden, J.D., Blumenthal, D.M., Gonzalez, P., Grosholz, E.D., Ibañez, I., Miller, L.P., Sorte, C.J.B., Tatem, A.J., 2016. Global threats from invasive alien species in the twenty-first century and national response capacities. *Nat. Commun.* 7, 12485.
- Elton, C.S., 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Erős, T., 2007. Partitioning the diversity of riverine fish: the roles of habitat types and non-native species. *Freshwater Biol.* 52, 1400-1415.
- Fares, A.L.B., Nonato, F.A.S., Michelin, T.S., 2020. New records of the invasive macrophyte, *Urochloa arrecta* extend its range to eastern Brazilian Amazon altered freshwater ecosystems. *Acta Amazon.* 50, 133-137.

- Fernandes, L.F.G., Teixeira, M.C., Thomaz, S.M., 2013. Diversity and biomass of native macrophytes are negatively related to dominance of an invasive Poaceae in Brazilian subtropical streams. *Acta Limnol. Bras.* 25, 202-209.
- Finlayson, C.M., 2005. Plant ecology of Australia's tropical floodplain wetlands: a review. *Ann. Bot.* 96, 541–555.
- Gentle, C.B., Duggin, J.A., 1997. *Lantana camara* L. invasions in dry rainforest - open forest ecotones: The role of disturbances associated with fire and cattle grazing. *Aust. J. Ecol.* 22, 298-306.
- Havel, J.E., Lee, C.E., Zanden, M.J.V., 2005. Do reservoirs facilitate invasions into Landscapes? *BioScience* 55, 518-525.
- Heino, J., Melo, A.S., Bini, L.M., 2015. Reconceptualising the beta diversity-environmental heterogeneity relationship in running water systems. *Freshwater Biol.* 60, 223–235.
- Hobbs, R.J., Huenneke, L.F., 1992. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conserv. Biol.* 6, 324-337.
- Kennedy, T.A., Naeem, S., Howe, K.M., Knops, J.M.H., Tilman, D., Reich, P., 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417, 636–638.
- Lake, J.C., Leishman, M.R., 2004. Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biol. Cons.* 117, 215-226.
- Lövei, G.L., Lewinsohn, T.M., the Biological Invasions in Megadiverse Regions Network. 2012. Megadiverse developing countries face huge risks from invasives. *Trends Ecol. Evol.* 27, 2-3.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F.A., 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.* 10, 689-710.

- McKinney, M.L., Lockwood, J.L., 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol. Evol.* 14, 450–453.
- Meyerson, L.A., Mooney, H.A., 2013. Invasive globalization alien species in an era of globalization. *Front. Ecol. Environ.* 5, 199–208.
- Michelan, T.S., Thomaz, S.M., Mormul, R.P., Carvalho, P., 2010a. Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Freshwater Biol.* 55, 1315-1326.
- Michelan, T.S., Thomaz, S.M., Carvalho, P., Rodrigues, R.B., Silveira, J.M., 2010b. Regeneration and colonization of an invasive macrophyte grass in response to desiccation. *Nat. Conservação* 8, 133-139.
- Michelan, T.S., Thomaz, S.M., Bini, L.M., 2013. Native macrophyte density and richness affect the invasiveness of a tropical Poaceae species. *Plos One* 8, 1-8.
- Moi, D.A., Alves, D.C., Figueiredo, B.R.S., Antiqueira, P.A.P., Mello, F.T., Jeppesen, E., Romero, G.Q., Mormul, R.P., Bonecker, C.C., 2021. Non-native fishes homogenize native fish communities and reduce ecosystem multifunctionality in tropical lakes over 16 years. *Sci Total Environ.* *In press*.
- Olden, J.D., 2006. Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *J. Biogeogr.* 33, 2027-2039.
- Olden, J.D., Poff, N.L., 2003. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *Am. Nat.* 162, 442–460.
- Olden, J.D., Poff, N.R., Douglas, M.R., Douglas, M.E., Fausch, K.D., 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends Ecol. Evolut.* 19, 18-24.
- Olden, J.D., Comte, L., Giam, X., 2018. The Homogocene: a research prospectus for the study of biotic homogenisation. *NeoBiota* 37, 23-36.

- Olf, H., Ritchie, M.E., 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends Ecol. Evolut.* 13, 261–265.
- Ortega, J.C.G., Thomaz, S.M., Bini, L.M., 2018. Experiments reveal that environmental heterogeneity increases species richness, but they are rarely designed to detect the underlying mechanisms. *Oecologia* 188, 11–22.
- Pieterse, A.H., Murphy, K.J., 1990. *Aquatic weeds: the ecology and management of nuisance aquatic vegetation*. Oxford University Press, Oxford.
- Pott, V.J., Pott, A., 2003. Dinâmica da vegetação aquática do Pantanal. In: Thomaz, S.M., Bini, M.L. (Eds.), *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Eduem, Maringá, pp. 145-162.
- Pyšek, P., Hulme, P.E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T.M., Carlton, J.T., Dawson, W., Essl, F., Foxcroft, L.C., Genovesi, P., Jeschke, J.M., Kühn, I., Liebhold, A.M., Mandrak, N.E., Meyerson, L.A., Pauchard, A., Pergl, J., Roy, H.E., Seebens, H., van Kleunen, M., Vilà, M., Wingfield, M.J., Richardson, D.M., 2020. Scientists' warning on invasive alien species. *Biol. Rev.* 95, 1511-1534.
- Qiu, H., Chen, Y., 2009. Bibliometric analysis of biological invasions research during the period of 1991 to 2007. *Scientometrics* 81, 601-610.
- Rejmánek, M., 2011. Invasiveness. In: Simberloff, D., Rejmánek, M. (Eds.), *Encyclopedia of Biological Invasions*. University of California Press, California, pp. 379–385.
- Smart, S.M., Thompson, K., Marrs, R.H., Duc, M.G.M., Maskell, L.C., Firbank, L.G., 2006. Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified ecosystems. *P. Roy. Soc. B-Biol. Sci* 273, 2659–2665.
- Strayer, D.L., 2010. Alien species in freshwaters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biol.* 55, 152-174.

- Teixeira, M.C., Bini, L.M., Thomaz, S.M., 2016. Biotic resistance buffers the effects of nutrient enrichment on the success of a highly invasive aquatic plant. *Freshwater Biol.* 62, 65-71.
- Thomaz, S.M., Carvalho, P., Mormul, R.P., Ferreira, F.A., Silveira, M.J., Michelan, T.S., 2009. Temporal trends and effects of diversity on occurrence of exotic macrophytes in a large reservoir. *Acta Oecol.* 35, 614-620.
- Walther GR, Roques A, Hulme PE, Sykes MT, Pysek P, Kühn I, Zobel M, Bacher S, Botta-Dukát Z, Bugmann H, Czúcz B, Dauber J, Hickler T, Jarosík V, Kenis M, Klotz S, Minchin D, Moora M, Nentwig W, Ott J, Panov VE, Reineking B, Robinet C, Semchenko V, Solarz W, Thuiller W, Vilà M, Vohland K, Settele J. 2009. Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends Ecol. Evol.* 24, 686-93.
- Wedin, D.A., Tilman, D., 1996. Influence of nitrogen loading and species composition on the carbon balance of grasslands. *Science* 274, 1720–1723.
- Whittaker, R.H., 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.* 30, 279–338.
- Wood, K.A., O'Hare, M.T., McDonald, C., Searle, K.R., Daunt, F., Stillman, R.A., 2017. Herbivore regulation of plant abundance in aquatic ecosystems. *Biol. Rev.* 92, 1128-1141.

**Efeitos do enriquecimento de nutrientes e da
redução de cobertura vegetal sobre o
desenvolvimento de uma espécie de macrófita
invasora em diferentes estágios de invasão**

Formatado conforme as normas da publicação científica *Aquatic Botany*. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/journal/aquatic-botany>

Efeitos do enriquecimento de nutrientes e da redução da cobertura vegetal sobre o desenvolvimento de uma espécie de macrófita aquática invasora em diferentes estágios de invasão

RESUMO

Invasões biológicas estão entre as principais causas de extinções locais de espécies. A frequência com que as invasões ocorrem tende a aumentar no atual cenário, uma vez que ambientes naturais são, cada vez mais, modificados e degradados por ações antrópicas. Isto ocorre porque distúrbios, tais como enriquecimento de nutrientes e redução de cobertura vegetal, podem aumentar as chances de estabelecimento de espécies invasoras. Neste estudo, investigou-se, experimentalmente, o efeito do enriquecimento de nutrientes e a redução de cobertura vegetal de macrófitas aquáticas sobre o desenvolvimento da espécie exótica invasora *Urochloa arrecta* (Hack. ex T. Durand & Schinz) Morrone & Zuloaga (Poaceae) em dois estágios de invasão: (i) efeito de prioridade - a chegada de propágulos da espécie invasora em um ambiente com macrófitas nativas previamente estabelecidas e, (ii) a chegada concomitante de propágulos da espécie invasora e de espécies de macrófitas nativas. Testou-se a hipótese de que distúrbios potencializam o sucesso de estabelecimento de *U. arrecta*, especialmente em ambientes em que espécies nativas e a espécie invasora crescem concomitantemente. Os resultados mostraram que a adição de nutrientes e a redução de cobertura vegetal aumentam a altura média de *U. arrecta* e esse efeito é mediado pelo estágio de invasão em que a espécie invasora se encontra. Por outro lado, ambientes com adição de nutrientes e redução total de cobertura vegetal proporcionaram um aumento de biomassa aérea de *U. arrecta*, independente do estágio de invasão em que ela se encontra. É importante ressaltar que o sucesso de estabelecimento de *U. arrecta* foi menor nos tratamentos em que espécies nativas já estavam estabelecidas antes da chegada da espécie invasora. Assim, embora a adição de nutrientes e a redução de cobertura vegetal favoreçam o estabelecimento de *U. arrecta*, a presença prévia de macrófitas nativas parece conferir maior resistência à invasão por reduzir o sucesso de *U. arrecta*. Portanto, conclui-se que assembleias de macrófitas que se encontram em locais eutrofizados e que apresentem significativa redução de cobertura vegetal possuem maior susceptibilidade à invasão por uma espécie exótica de alta capacidade de invasão, como *U. arrecta*, principalmente quando a colonização se dá em um novo ambiente, em que ela cresce conjuntamente com espécies nativas.

Palavras-chave: Distúrbios, efeito de prioridade, experimentação, invasão biológica, planta aquática

2.1 INTRODUÇÃO

As invasões biológicas têm se destacado como um dos principais fatores que causam perda de biodiversidade (Qiu & Chen, 2009; Shabani et al., 2020). Essa relação negativa entre o estabelecimento de espécies invasoras e a diversidade de espécies nativas é ainda mais preocupante no cenário atual em que há aumento na degradação e na modificação das condições ambientais (Sala et al., 2000; Marvier et al., 2004; Kim et al. 2019). A ocorrência de distúrbios ambientais pode facilitar o estabelecimento de espécies invasoras (MacDougall & Turkington, 2005; Callaway & Maron, 2006) pela redução da diversidade e/ou do tamanho das populações residentes e a redução da competição entre espécies residentes e invasoras (Dean et al., 2015), consequentemente aumentando as chances de sucesso de estabelecimento de espécies invasoras.

O ecossistema aquático é um dos principais ecossistemas impactados pelo ser humano (Strayer & Dudgeon, 2010), como devido ao processo de eutrofização. O enriquecimento artificial de nutrientes (i.e., eutrofização) é frequentemente oriundo de fertilizantes usados nos cultivos agrícolas nas áreas próximas aos ambientes aquáticos (Hodgkin & Hamilton, 1993) ou, da chegada de efluentes domésticos (i.e., esgoto) aos ambientes aquáticos naturais (van Puijenbroeka et al., 2019). A mudança na concentração de nutrientes cria condições ambientais novas para as espécies, afetando as interações ecológicas e a estrutura das comunidades locais (Mozdzer et al., 2010). Além disso, o rápido crescimento e estabelecimento e a alta competitividade de espécies invasoras permite maior eficiência na utilização e absorção de nutrientes comparado a espécies nativas (Engelhardt, 2011; Rejmánek, 2011), o que se torna um problema em cenários de abruptos aportes de nutrientes em ambientes aquáticos.

A redução de cobertura vegetal de macrófitas aquáticas residentes pode também elevar a taxa de crescimento, estabelecimento e dispersão de espécies invasoras. Essa

redução pode ser causada por ação antrópica através do corte da parte aérea vegetal em decorrência à ações de manejo (Baattrup-Pedersen et al., 2018), mas também pode ocorrer por processos naturais devido ao pastejo e pisoteio de médios e grandes herbívoros (Relva et al., 2009). A redução severa dessa cobertura causa uma drástica redução da população de plantas nativas, diminuindo fortemente a biomassa de plantas nos ambientes aquáticos (Bakker et al., 2016), afetando ainda a composição e a estrutura das comunidades locais (Lake & Leishmam, 2004). Assim, após a redução de cobertura vegetal de plantas residentes, a competição por luz ou espaço deixa de ser um fator limitante para o desenvolvimento de um propágulo de uma planta invasora, facilitando o estabelecimento dessas espécies.

Em assembleias de macrófitas aquáticas, o impacto sofrido devido à redução de cobertura vegetal pode ser de cinco a dez vezes maior quando comparado à redução de cobertura vegetal de plantas terrestres (Bakker et al., 2016; Wood et al., 2017). Assim, em um ambiente sujeito a redução drástica de cobertura vegetal, espécies de macrófitas mais resistentes a este distúrbio podem aumentar rapidamente em tamanho populacional (Pulzatto et al., 2018). Portanto, pode-se prever que espécies com potencial invasor podem ter maior chance de colonizar um ambiente sujeito a alta disponibilidade de nutrientes e redução severa da cobertura vegetal de macrófitas aquáticas, se elas apresentarem maior resistência ou resiliência ao distúrbio do que espécies nativas.

O processo de invasão biológica possui vários estágios entre a chegada do propágulo e o sucesso de invasão (Thomaz et al., 2015). Este último representa a fase em que a espécie invasora introduzida se estabelece e passa a se dispersar e causar danos ecológicos e econômicos (Levine, 2008). Distúrbios ambientais podem afetar esse sucesso de invasão. Espécies invasoras tendem a ter melhor desempenho em locais sem plantas residentes, em que propágulos dela e de espécies nativas chegam de maneira concomitante, quando comparado a chegada do propágulo da espécie invasora em ambientes com espécies nativas

já estabelecidas. A colonização prévia do ambiente pode representar uma vantagem competitiva (conhecido como ‘efeito de prioridade’, Lockwood, 1997), onde os primeiros indivíduos que chegam ao ambiente podem aumentar em abundância e em biomassa aérea e radicular por explorar melhor os recursos como espaço, nutrientes do substrato e luz, sem interferência interespecífica (Chadwell & Engelhardt, 2008; Moore & Franklin, 2012; Teixeira et al., 2016; Evangelista et al., 2017). Portanto, a chegada antecipada de espécies nativas no ambiente reduz a chance de espécies invasoras se estabelecerem, limitando o crescimento e a eficiência de dispersão de espécies que chegam tardiamente ao ambiente (Robinson & Dickerson, 1987).

Neste estudo, investigou-se, experimentalmente, a influência do enriquecimento de nutrientes e da redução de cobertura vegetal de macrófitas aquáticas sobre o desenvolvimento de uma macrófita aquática invasora no Brasil, *Urochloa arrecta* (Hack. ex T. Durand & Schinz) Morrone & Zuloaga (Poaceae), em dois estágios de invasão: (i) efeito de prioridade - a chegada de propágulos da espécie invasora em um ambiente com macrófitas aquáticas nativas previamente estabelecidas (daqui em diante, ‘nativas estabelecidas’) e, (ii) a chegada concomitante de propágulos da espécie invasora e de espécies de macrófitas aquáticas nativas (daqui em diante, ‘crescimento concomitante’). Testou-se a hipótese de que distúrbios potencializam o sucesso de estabelecimento de *U. arrecta* em ambientes em que espécies nativas e a espécie invasora crescem concomitante. Foi esperado que o enriquecimento de nutrientes e a redução total de cobertura vegetal de macrófitas aquáticas em crescimento concomitante, possuem efeito sinérgico positivo, promovendo o aumento da altura média, biomassa aérea e biomassa da raiz de *U. arrecta*.

2.2 MÉTODOS

2.2.1 ESPÉCIES ESTUDADAS

No experimento foi utilizada a macrófita aquática invasora *U. arrecta* e três espécies de macrófitas aquáticas nativas da bacia do Alto Rio Paraná: *Commelina diffusa* Burm. f. (Commelinaceae), *Eleocharis montana* (Kunth) Roem. & Schult. (Cyperaceae) e *Leersia hexandra* Sw. (Poaceae) (Figura 1). Todas as espécies foram coletadas aleatoriamente no reservatório de Rosana - Paraná/São Paulo, Brasil (22°40'26,18"S - 52°46'47,43"O) e levadas para casa de vegetação a fim de padronizar o tamanho inicial dos propágulos.

Urochloa arrecta é uma macrófita aquática nativa da África, altamente invasora em diversos corpos aquáticos com rápida regeneração e eficiente dispersão mesmo em locais com alta salinidade, além de alta capacidade de resiliência após distúrbios (Pott & Pott, 2003; Michelan et al., 2013; Bora et al., 2020). As espécies de macrófitas nativas foram selecionadas por coocorrerem entre média e alta frequência com a *U. arrecta* (Michelan et al., 2013). Além disso, apresentam formas de vida semelhante a *U. arrecta*, do tipo emergente. Os propágulos foram plantados em bandejas plásticas, medindo 0,30 x 0,37 x 0,14 m (CxLxA), contendo sedimento composto por terra e areia (em proporção 3:2), semelhante ao ambiente natural. As unidades experimentais foram mantidas constantemente com uma lâmina d'água.



Figura 1 – Detalhe das unidades experimentais na casa de vegetação na Universidade Estadual de Maringá, Paraná, Brasil (A). Indivíduos de *Urochloa arrecta* (B), *Leersia hexandra* (C), *Commelina diffusa* (D), *Eleocharis montana* (E) ao final do experimento.

2.2.2 DELINEAMENTO E PREPARAÇÃO DO EXPERIMENTO

O delineamento experimental consistiu no cruzamento dos fatores ‘disponibilidade de nutrientes’ (dois níveis: ‘sem adição de nutrientes’ e ‘com adição de nutrientes’), ‘cobertura vegetal’ (três níveis: ‘ausente’, ‘moderada’ e ‘total’) e ‘estágio de invasão’ (dois níveis: ‘nativas estabelecidas’ e ‘crescimento concomitante’), resultando em doze combinações de tratamentos. Cada tratamento foi replicado 10 vezes, totalizando 120

unidades experimentais.

Para simular o estágio de invasão em que propágulos de *U. arrecta* chegam ao ambiente com espécies nativas previamente estabelecidas, inicialmente cada uma das unidades experimentais recebeu três propágulos de cada uma das três espécies de macrófitas aquáticas nativas, as quais cresceram e desenvolveram raízes e vigorosas partes aéreas ao longo de 120 dias. Após este período de tempo, nesse tratamento, introduziu-se três propágulos da espécie invasora *U. arrecta*, simulando a chegada tardia dela ao ambiente. Para o estágio de invasão que simulou a chegada da espécie invasora concomitante com as três espécies de macrófitas aquáticas nativas, três propágulos de cada uma das três espécies nativas estudadas (*C. diffusa*, *E. montana* e *L. hexandra*) foram plantadas simultaneamente com três propágulos da espécie invasora *U. arrecta*. Todas as plantas cresceram e desenvolveram raízes e vigorosas partes aéreas ao longo de 120 dias.

Para simular as diferentes condições de nutrientes foi utilizado substrato de mesma composição para todos os tratamentos a fim de padronizar as condições iniciais do solo. No tratamento ‘sem adição de nutrientes’, não houve acréscimo de nutrientes enquanto que no tratamento ‘com adição de nutrientes’, 50 g de nutriente N:P:K (4:14:8) foi adicionado ao solo. Para simular a redução de cobertura vegetal foi realizada diferentes intensidades de cortes da parte aérea das macrófitas aquáticas com o auxílio de uma tesoura de poda. No tratamento de redução de cobertura vegetal ‘ausente’, não houve corte de parte aérea; no tratamento ‘moderado’, houve corte da parte aérea de todos os indivíduos até uma altura de 25 cm em relação ao solo; e no tratamento ‘total’, houve corte de toda a parte aérea. A simulação de adição de nutrientes e redução de cobertura vegetal foram realizadas 120 dias após os propágulos terem sido plantados, e foi seguida da adição dos propágulos de *U. arrecta* em tratamentos de ‘nativas estabelecidas’.

Após a simulação de adição de nutrientes e redução de cobertura vegetal, as plantas se desenvolveram por mais 60 dias. Ao final deste período, as plantas foram removidas das unidades experimentais e lavadas em água corrente. Os indivíduos de *U. arrecta* foram separados das espécies de macrófitas nativas e a raiz de *U. arrecta* foi separada da parte aérea para posterior análise. Todas as plantas tiveram sua altura média estimada, e após esse cálculo, a parte aérea e a raiz de *U. arrecta* foram armazenadas em sacos de papel, e secadas em estufa a 60°C até peso constante para obter os valores de biomassa seca aérea e biomassa seca da raiz.

2.2.3 OBTENÇÃO DOS DADOS PARA *Urochloa arrecta*

Para estimar a altura média ao final do experimento em cada tratamento, elegeu-se aleatoriamente três indivíduos de *U. arrecta* de cada unidade experimental (bandeja), os quais tiveram sua parte aérea medida utilizando fita métrica. Com essa informação foi possível calcular a altura média dos indivíduos de *U. arrecta* ao final do experimento (AM_f). No tratamento ‘crescimento concomitante’, a altura média final de *U. arrecta* observada foi corrigida, pois a redução de cobertura vegetal ‘moderada’ deixou todos os indivíduos com altura de 25 cm inicialmente. Assim, para este tratamento específico, calculou-se a altura média corrigida (AM_c), subtraindo a altura média dos indivíduos de *U. arrecta* ao final do experimento (AM_f) e a altura inicial dos indivíduos (25 cm), do seguinte modo:

$$AM_c = AM_f - 25 \text{ cm}$$

Tanto a biomassa seca da parte aérea (BA_f), quanto a biomassa seca da raiz (BR_f) de *U. arrecta* de cada unidade experimental, ao final do experimento, foram obtidas através da utilização de balança de precisão de 0,01 g. Nenhuma correção foi necessária para a biomassa seca da raiz. Entretanto, assim como para AM_c , no tratamento de redução ‘moderada’ de cobertura vegetal, a biomassa final de *U. arrecta* foi corrigida. Para este tratamento específico, calculou-se a biomassa seca da parte aérea corrigida de *U. arrecta*

(BA_c), que foi o resultado da ponderação entre a biomassa seca aérea final (BA_f) e a altura média final (AM_f), sabendo que o crescimento ocorrido durante o experimento é dado pela altura média corrigida (AM_c). Assim, a biomassa aérea corrigida de *U. arrecta* ao final do experimento (BA_c) foi o resultado de uma regra de três simples para cada unidade experimental, calculada da seguinte forma:

$$BA_c = \frac{BA_f * AM_c}{AM_f}$$

Para determinar quanto *U. arrecta* cresceu em altura média e investiu em biomassa da parte aérea e da raiz ao longo do experimento, calculou-se a taxa de crescimento relativo (TCR) para a altura média final de *U. arrecta* (ou a altura média corrigida), biomassa seca aérea (ou biomassa aérea corrigida), e biomassa seca da raiz. Esse cálculo é fundamental para tornar os tratamentos comparáveis, relativizando o tempo experimental, pois o tempo de crescimento da planta invasora foi diferente entre os tratamentos de estágio de invasão e redução de cobertura vegetal. Em tratamentos de ‘nativas estabelecidas’ em todos os tratamentos de redução de cobertura vegetal (‘ausente’, ‘moderada’ e ‘total’), o tempo em dias utilizado na TCR foi de 60 dias para todos os atributos (altura média, biomassa seca aérea e biomassa seca da raiz). Enquanto que no tratamento de ‘crescimento concomitante’ em redução de cobertura vegetal ‘ausente’ o tempo em dias foi de 180 dias para altura média e biomassa seca aérea. No tratamento de redução de cobertura vegetal ‘moderada’ e ‘total’, o tempo foi de 60 dias para altura média e biomassa seca aérea. Para a TCR de biomassa seca de raiz, o tempo utilizado foi de 180 dias independentemente do tratamento.

Assim, de maneira geral, as TCRs foram calculadas da seguinte forma:

$$TCR = \frac{AM_f}{T}$$

Onde, AM_f é a altura média final de *U. arrecta* (ou a altura média corrigida de *U. arrecta*) e T = duração do experimento (em dia).

$$\text{TCR} = \frac{\text{BA}_f}{T}$$

Onde, BA_f = biomassa seca aérea de *U. arrecta* (ou biomassa seca aérea corrigida de *U. arrecta*) e T = duração do experimento (em dia).

$$\text{TCR} = \frac{\text{BR}_f}{T}$$

Onde, BR_f = biomassa seca final da raiz de *U. arrecta* ao final do experimento e T = duração do experimento (em dia).

2.2.4 ANÁLISE DE DADOS

A interação entre disponibilidade de nutrientes, redução de cobertura vegetal e estágio de invasão para atributos biológicos de *U. arrecta*, foi testada com uma análise de variância tri-fatorial por permutação (ANOVA *three-way* com 1000 permutações) para cada variável resposta. Em cada ANOVA, utilizou-se como variáveis independentes: disponibilidade de nutrientes ('sem adição de nutrientes' e 'com adição de nutrientes'), cobertura vegetal ('ausente', 'moderada' e 'total') e estágio de invasão ('nativas estabelecidas' e 'crescimento concomitante') e como variáveis respostas utilizou-se o TCR da: altura, biomassa seca aérea e biomassa seca da raiz de *U. arrecta*. Múltiplas comparações entre os níveis dos fatores foram testadas utilizando teste *post-hoc* de Tukey. Três unidades amostrais tiveram problemas na casa de vegetação e a biomassa aérea de uma unidade experimental e a raiz de duas unidades experimentais não foram incluídas nas análises, gerando, portanto, diferença no grau de liberdade das variáveis respostas. Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa R (R Development Core Team, 2019).

2.3 RESULTADOS

Verificou-se que os efeitos isolados e combinados da disponibilidade de nutrientes, cobertura vegetal e estágio de invasão variaram de acordo com o atributo analisado ao final

do experimento. A TCR de altura média de *U. arrecta* foi significativamente afetada pela interação entre os três fatores, disponibilidade de nutrientes, cobertura vegetal e estágio de invasão (Tabela 1). Esse resultado indica que a interação entre disponibilidade de nutrientes e cobertura vegetal sobre a TCR de altura média depende do estágio de invasão em que a espécie invasora se encontra. A maior TCR de altura média ocorreu no tratamento com adição de nutrientes, redução de cobertura vegetal total e crescimento ocorrendo concomitante ao crescimento de espécies nativas ($1,93 \pm 0,37$ cm; média \pm desvio padrão), e é quase 10 vezes maior que a TCR registrada nos tratamentos sem adição de nutrientes, ausência de redução de cobertura vegetal, tanto com nativas estabelecidas ($0,29 \pm 0,26$), quanto com crescimento concomitante ($0,57 \pm 0,31$) (Figura 2).

Tabela 1 – Resultado de três análises de variâncias tri-fatoriais por permutação (ANOVA *three-way*) que testou o efeito da disponibilidade de nutrientes, cobertura vegetal e estágio de invasão sobre a taxa de crescimento relativo (TCR) da altura média (cm/dia⁻¹), TCR de biomassa seca aérea (g/dia⁻¹) e TCR de biomassa seca da raiz (g/dia⁻¹) de *U. arrecta*.

Variáveis respostas	Fator	Gl	F	P
TCR altura média (cm/dia ⁻¹)	Nutriente	1	84,773	< 0,0001
	Cobertura vegetal	2	14,647	< 0,0001
	Estágio de invasão	1	6,289	0,01
	Nutriente:Cobertura vegetal	2	6,461	0,002
	Nutriente:Estágio de invasão	1	6,351	0,01
	Cobertura vegetal:Estágio de invasão	2	5,442	0,005
	Nutriente:Cobertura vegetal:Estágio de invasão	2	7,468	< 0,0001*
	Resíduo	108		
TCR biomassa aérea (g/dia ⁻¹)	Nutriente	1	42,998	< 0,0001
	Cobertura vegetal	2	4,449	0,01
	Estágio de invasão	1	31,195	< 0,0001
	Nutriente:Cobertura vegetal	2	5,475	0,005*
	Nutriente:Estágio de invasão	1	16,884	< 0,0001*
	Cobertura vegetal:Estágio de invasão	2	0,507	0,6
	Nutriente:Cobertura vegetal:Estágio de invasão	2	1,208	0,3
	Resíduo	107		
TCR biomassa raiz (g/dia ⁻¹)	Nutriente	1	20,380	< 0,001*
	Cobertura vegetal	2	0,584	0,55
	Estágio de invasão	1	24,098	< 0,001*
	Nutriente:Cobertura vegetal	2	0,328	0,72
	Nutriente:Estágio de invasão	1	3,675	0,06
	Cobertura vegetal:Estágio de invasão	2	2,446	0,09
	Nutriente:Cobertura vegetal:Estágio de invasão	2	1,172	0,31
	Resíduo	106		

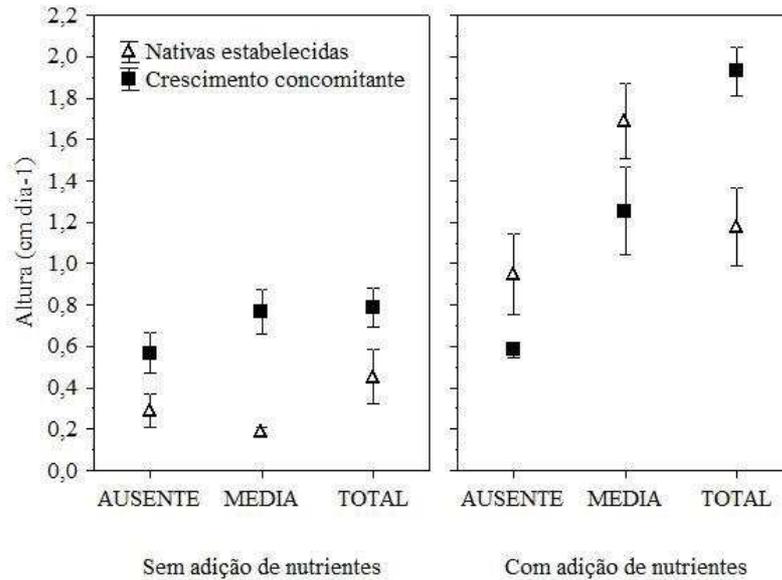


Figura 2 – Média (\pm erro padrão) da taxa de crescimento relativo da altura média de *U. arrecta* sujeitos a disponibilidade de nutrientes (dois níveis: ‘sem adição’ e ‘com adição’ de nutrientes), cobertura vegetal (três níveis: ‘ausente’, ‘moderada’ e ‘total’) e estágio de invasão (dois níveis: ‘nativas estabelecidas’ e ‘crescimento concomitante’).

Uma interação entre disponibilidade de nutrientes e cobertura vegetal resultou em uma maior TCR de biomassa seca aérea de *U. arrecta* em tratamentos com adição de nutrientes e redução de cobertura vegetal total ($0,71 \pm 0,78$ g) e moderada ($0,47 \pm 0,56$ g) em relação a redução de cobertura vegetal ausente ($0,26 \pm 0,26$ g) (Tabela 1; Figura 3). Apesar disso, a TCR de biomassa seca aérea de *U. arrecta* foi semelhante entre os níveis de cobertura vegetal em tratamentos sem adição de nutrientes. A disponibilidade de nutrientes para a TCR de biomassa seca aérea de *U. arrecta* também variou de acordo com o estágio de invasão analisado (Tabela 1; Figura 3). Os maiores valores de TCR de biomassa seca aérea foram observados em tratamentos de crescimento concomitante, sendo que a adição de nutrientes não propiciou um aumento em tratamentos em que a planta invasora cresce após o estabelecimento de macrófitas nativas (mostrando uma grande importância do efeito de prioridade). Por outro lado, a adição de nutrientes, elevou a TCR de biomassa seca aérea

de *U. arrecta* nos tratamentos em que a mesma cresce concomitantemente com as nativas (Figura 3).

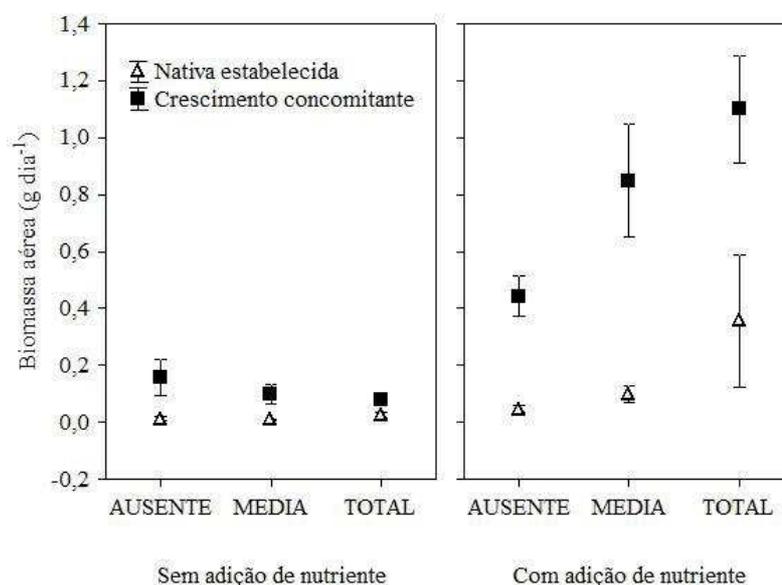


Figura 3 – Média (\pm erro padrão) da taxa de crescimento de relativo de biomassa seca aérea de *U. arrecta* sujeitos a disponibilidade de nutrientes (dois níveis: ‘sem adição’ e ‘com adição’ de nutrientes), cobertura vegetal (três níveis: ‘ausente’, ‘moderada’ e ‘total’) e estágio de invasão (dois níveis: ‘nativas estabelecidas’ e ‘crescimento concomitante’).

Não houve interação significativa entre os fatores disponibilidade de nutrientes, cobertura vegetal e estágio de invasão para determinar a TCR de biomassa seca da raiz de *U. arrecta* (Tabela 1). A TCR de biomassa seca da raiz foi aproximadamente três vezes maior com adição de nutrientes ($0,20 \pm 0,25$ g), comparado ao tratamento sem adição de nutrientes ($0,06 \pm 0,12$ g) (Figura 4). Além disso, o estágio de invasão influenciou o crescimento da TCR de biomassa seca da raiz de *U. arrecta*, sendo esta quatro vezes maior em tratamentos de crescimento concomitante ($0,20 \pm 0,21$ g) quando comparado com tratamentos de nativas estabelecidas ($0,05 \pm 0,17$ g) (Figura 4).

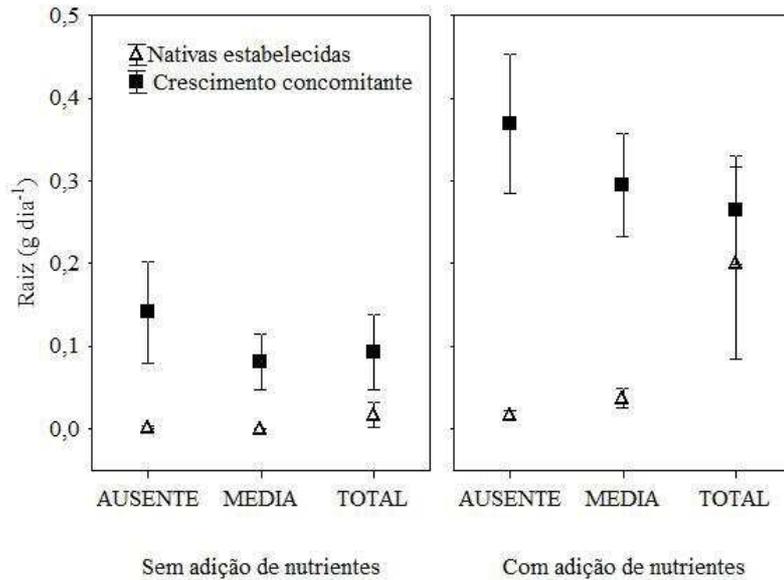


Figura 4 – Média (\pm erro padrão) da taxa de crescimento relativo de biomassa seca da raiz de *U. arrecta* sujeitos a disponibilidade de nutrientes (dois níveis: ‘sem adição’ e ‘com adição’ de nutrientes), cobertura vegetal (três níveis: ‘ausente’, ‘moderada’ e ‘total’) e estágio de invasão (dois níveis: ‘nativas estabelecidas’ e ‘crescimento concomitante’).

2.4 DISCUSSÃO

O enriquecimento de nutrientes e a cobertura vegetal reduzida ou eliminada representa uma grande oportunidade para espécies não nativas se estabelecerem dependendo do estágio de invasão em que se encontram (Wersal & Madsen, 2011; Grutters et al., 2016). Os resultados encontrados suportaram a hipótese de que o enriquecimento de nutrientes e a redução total de cobertura vegetal combinados, principalmente, com o crescimento concomitante, potencializam as chances de sucesso de estabelecimento da espécie invasora. Entretanto, o efeito combinado desses distúrbios é contexto-dependente e se altera primariamente de acordo com a variável resposta analisada. Por exemplo, a adição de nutrientes e a redução total de cobertura vegetal aumenta a altura média de *U. arrecta* e o tamanho desse efeito é mediado pelo estágio de invasão em que a espécie invasora se encontra. Por outro lado, independente do estágio de invasão em que a *U. arrecta* se

encontra, ambientes com adição de nutrientes e redução total de cobertura vegetal proporcionam um aumento de biomassa aérea de *U. arrecta*. Esses resultados podem tanto sugerir que alguns atributos de *U. arrecta* são mais ou menos sensíveis aos distúrbios, quanto realçar que a planta possui alta plasticidade fenotípica e altera sua estratégia de alocação de recurso de acordo com a característica do ambiente.

No cenário em que os propágulos de *U. arrecta* foram plantados em um ambiente com nativas estabelecidas e sem adição de nutrientes, a redução de cobertura vegetal de intensidade moderada ou severa, responsáveis, respectivamente, pela perda de grande ou de toda a porção aérea das plantas nativas, não alterou a altura média de *U. arrecta* ao final do experimento. Esse resultado pode indicar que a altura média é uma resposta fundamentalmente associada a concentração de nutrientes no solo (Teixeira et al., 2016) ou que a redução de cobertura vegetal *per se* pode não ter facilitado o estabelecimento de *U. arrecta*.

A redução de cobertura vegetal no ambiente natural, não se reflete apenas na redução da comunidade residente, ela também pode representar uma fragmentação da planta em partes menores, que resulta em fragmentação e grande liberação de propágulos (Bakker et al., 2016). Essa fragmentação da planta pode ser causada tanto por herbívoros quanto por corte intencional da cobertura vegetal com a finalidade de desmatar ou de manejo (Valentine & Heck, 1991; Mc Fadyem, 1998). Assim, espécies de plantas invasoras, tais como *U. arrecta*, poderiam se beneficiar mesmo de graus moderados de corte da parte aérea, que apesar de reduzir a cobertura vegetal, tem o potencial de aumentar a quantidade de propágulos, que podem colonizar novos habitats, aumentando suas chances de estabelecimento e desenvolvimento (Michelan et al., 2010; Thomaz et al., 2015; Bando et al., 2016).

Com a adição de nutrientes, *U. arrecta* apresentou elevados valores de altura média, que variaram entre os níveis de redução de cobertura vegetal, moderado e total, respectivamente em estágio de invasão de nativas estabelecidas e crescimento concomitante. Sugere-se que a adição de nutrientes (i) atenua o efeito negativo causado pela redução de cobertura vegetal, e (ii) aumenta o potencial de resiliência de *U. arrecta*, favorecendo o crescimento dela. Isso pode explicar o sucesso de macrófitas invasoras em uma variedade de ecossistemas eutróficos (Hobbs & Huenneke, 1992; Quinn et al., 2011; Coetzee & Hill, 2012). Portanto, embora a utilização de corte de cobertura vegetal indicada como medida de manejo para diminuir as populações de plantas invasoras (Julien et al., 1984; McFadyem, 1998; Huang et al., 2012), nossos resultados sugerem que essa estratégia será pouco eficiente caso haja aporte externo de nutrientes, pois o crescimento vegetativo induzido pela adição de nutrientes sobrepujará a perda de biomassa aérea por corte de cobertura vegetal.

Em tratamentos com adição de nutrientes e crescimento concomitante, a biomassa aérea de *U. arrecta* foi quatro vezes maior comparada a tratamentos com adição de nutrientes e nativas estabelecidas. Esse resultado demonstra que embora a colonização pioneira (efeito de prioridade) não impeça o estabelecimento de uma planta invasora, ela é um importante fator que contribui para a resistência biótica local, e limita o potencial invasor de *U. arrecta* (Evangelista et al., 2017; Delory et al., 2019). Esse resultado revela que a chegada antecipada de macrófitas nativas podem fornecer resistência à invasão por espécies exóticas invasoras (Evangelista et al., 2017; Petruzzella et al., 2018).

Seria esperado que *U. arrecta* tivesse maior investimento em raiz sem a adição de nutrientes que com a adição de nutrientes, pois plantas tendem a otimizar a aquisição de recursos alocando mais biomassa aos órgãos responsáveis pela absorção dos recursos no solo, quando estes são limitantes (Cahill, 2003; Kiaer et al., 2013; Michelan et al., 2018). Entretanto, os maiores valores de biomassa de raiz de *U. arrecta* foram observados nos

tratamentos em que espécies nativas e a espécie invasora cresceram concomitantemente em ambientes com alta disponibilidade de nutrientes. Esse resultado pode indicar que não é a competição por nutrientes, que favoreceria o crescimento de raiz, o fator determinante para o desempenho de *U. arrecta* nos tratamentos (Tilman, 1987; Wilson & Tilman, 1991; Teixeira et al., 2016), mas, sim, a competição com espécies nativas.

Os resultados encontrados demonstram alta capacidade de resiliência de *U. arrecta* após alguns distúrbios, como eutrofização e redução de cobertura vegetal de macrófitas. Ademais, o estágio de invasão em que ela se encontra pode ser um dos fatores que explique a grande invasividade desta espécie em diversos locais e a razão para a dominância dela na assembleia de plantas aquáticas, afetando a sua diversidade. Resultados semelhantes foram observados por Lake & Leishman (2004), Thomaz et al., (2009), Michelan et al., (2013), Evangelista et al., (2017) e Petruzzella et al., (2018) avaliando outras espécies invasoras. Com isso, conclui-se que, comunidades de macrófitas aquáticas em locais eutrofizados e que apresentam significativa redução de cobertura vegetal apresentam maior susceptibilidade a invasão por uma espécie exótica de alta capacidade de invasão, como a *U. arrecta*, principalmente quando esta cresce conjuntamente com espécies nativas.

Os resultados possibilitam estimar a eficácia de ações de manejo como, por exemplo, o corte da cobertura vegetal e o uso do pastoreio de grandes herbívoros em comunidades já invadidas e submetidas à eutrofização, a fim de controlar a distribuição de espécies exóticas próximo a corpos aquáticos. Na realidade, o distúrbio severo causado por essas ações em ambientes eutrofizados podem aumentar o sucesso de macrófitas invasoras, como *U. arrecta*. Uma estratégia eficiente para prevenir a invasão por *U. arrecta* e outras espécies de Poaceae invasoras seria aumentar o plantio e a pressão de propágulos nativos antes da chegada de espécies invasoras (Ulrich & Perkins, 2014; Wilsey, 2020). Isso, somado ao

monitoramento de assembleias de macrófitas nativas, diminui o risco de invasão devido à resistência biótica provida por espécies nativas que chegam antecipadamente no ambiente.

REFERÊNCIAS

- Baatrup-Pedersen, A., Ovesen, N.B., Larsen, S.E., Andersen, D.K., Riss, T., Kronvang, B., Rasmussen, J.J., 2018. Evaluating effects of weed cutting on water level and ecological status in Danish lowland streams. *Freshwater Biol.* 63, 652– 661.
- Bakker, E.S., Wood, K., Pages, J.F., Veen, G.F., Christianen, M.J.A., Santamaria, L., Nolet, B., Hilt, S., 2016. Herbivory on freshwater and marine macrophytes: a review and perspective. *Aquat. Bot.* 135, 18-36.
- Bando, F.M., Michelan, T.S., Thomaz, S.M., 2016. Propagule success of an invasive Poaceae depends on size of parental plants. *Acta Limnol. Bras.* 28, e23.
- Bora, L.S., Thomaz, S.M., Padial, A.A., 2020. Evidence of rapid evolution of an invasive poaceae in response to salinity. *Aquat. Sci.* 82, 76.
- Cahill, J.F., 2003. Lack of relationship between below-ground competition and allocation in 10 grassland species. *J. Ecol.* 91, 532-540.
- Callaway, R., Maron, J., 2006. What have exotic plant invasions taught us over the past 20 years? *Trends Ecol. Evol.* 21, 369–74.
- Chadwell, T.B., Engelhardt, K.A.M., 2008. Effects of pre-existing submersed vegetation and propagule pressure on the invasion success of *Hydrilla verticillata*. *J. Appl. Ecol.* 45, 515–523.
- Coetzee, J.A., Hill, M.P., 2012. The role of eutrophication in the biological control of water hyacinth, *Eichhornia crassipes*, in South Africa. *BioControl* 57, 247–261.
- Dean, C.E., Day, J., Gozlan, R.E., Diaz, A., 2015. Grazing vertebrates promote invasive Swamp Stonecrop (*Crassula helmsii*) abundance. *Invas. Plant Sci. Mana.* 8, 131-138.

- Delory, B.M., Weidlich, E.W.A., Kunz, M., Neitzel, J., Temperton, V.M., 2019. The exotic species *Senecio inaequidens* pays the price for arriving late in temperate European grassland communities. *Oecologia* 191, 657–671.
- Engelhardt, K.A.M., 2011. Eutrophication, aquatic. In: Simberloff, D., Rejmanek, M. (Eds.), *Encyclopedia of Biological Invasions*. University of California Press, Oakland, pp. 209–212.
- Evangelista, H.B.A., Michelan, T.S., Gomes, L.C., Thomaz, S. M., 2017. Shade provided by riparian plants and biotic resistance by macrophytes reduce the establishment of an invasive Poaceae. *J. Appl. Ecol.* 54, 648-656.
- Grutters, B.M.C., Gross, E.M., Bakker, E.S., 2016. Insect herbivory on native and exotic aquatic plants: phosphorus and nitrogen drive insect growth and nutrient release. *Hydrobiologia* 778, 209-220.
- Hobbs, R.J., Huenneke, L.F., 1992. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conserv. Biol.* 6, 324-337.
- Hodgkin, E.P., Hamilton, B.H., 1993. Fertilizers and eutrophication in southwestern Australia: setting the scene. *Fertil. Res.* 36, 95–103.
- Huang, W., Carrillo, J., Ding, J., Siemann, E., 2012. Interactive effects of herbivory and competition intensity determine invasive plant performance. *Oecologia* 170, 373-382.
- Julien, M.H., Kerr, J.D., Chan, R.R., 1984. Biological control of weeds: an evaluation. *Prot. Ecol.* 7, 3–25.
- Kiaer, L.P., Weisbach, A.N., Weiner, J., 2013. Root and shoot competition: a meta-analysis. *J. Ecol.* 101, 1298-1312.
- Kim, J.Y., Yano, T., Nakanishi, R., Tagami, H., Nishihiro, J., 2019. Artificial wave breakers promote the establishment of alien aquatic plants in a shallow lake. *Biol Invasions* 21, 1545–1556.

- Lake, J.C., Leishman, M.R., 2004. Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biol. Conserv.* 117, 215-226.
- Levine, J.M., 2008. Biological invasions. *Curr. Biol.* 18, R57-R60.
- Lockwood, J.L., 1997. An alternative to succession: Assembly rules offer guide to restoration efforts. *Restor. Manage. Notes* 15, 45-50.
- MacDougall, A., Turkington, R., 2005. Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology* 86, 42–55.
- Marvier, M., Kareiva, P., Neubert, M.G., 2004. Habitat destruction, fragmentation, and disturbance promote invasion by habitat generalists in a multispecies metapopulation. *Risk Anal.* 24, 869-878.
- McFadyen, R.E.C., 1998. Biological control of weeds. *Annu. Rev. Entomol.* 43, 369–393.
- Michelan, T.S., Thomaz, S.M., Carvalho, P., Rodrigues, R.B., Silveira, J.M., 2010. Regeneration and colonization of an invasive macrophyte grass in response to desiccation. *Nat. Conservação* 8, 133-139.
- Michelan, T.S., Thomaz, S.M., Bini, L.M., 2013. Native macrophyte density and richness affect the invasiveness of a tropical Poaceae species. *Plos One* 8, 1-8.
- Michelan, T.S., Thomaz, S.M., Bando, F.M., Bini, L.M., 2018. Competitive effects hinder the recolonization of native species in environments densely occupied by one invasive exotic species. *Front. Plant Sci.* 9, 1-9.
- Moore, J.E., Franklin, S.B., 2012. Water stress interacts with early arrival to influence interspecific and intraspecific priority competition: a test using a greenhouse study. *J Veg Sci*, 23, 647-656.

- Mozdzer, T.J., Zieman, J.C., McGlathery, K.J., 2010. Nitrogen uptake by native and invasive temperate coastal macrophytes: importance of dissolved organic nitrogen. *Estuar. Coast.* 33, 784–797.
- Petruzzella, A., Manschot, J., van Leeuwen, C.H.A, Grutters, B.M.C., Bakker, E.S., 2018. Mechanisms of invasion resistance of aquatic plant communities. *Front Plant Sci* 9,134
- Pott, V.J., Pott, A., 2003. Dinâmica da vegetação aquática do Pantanal. In: Thomaz, S.M., Bini, M.L. (Eds.), *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Eduem, Maringá, pp. 145-162.
- Pulzatto, M.M., Lolis, L.A., Louback-Franco, N., Mormul, R.P., 2018. Herbivory on freshwater macrophytes from the perspective of biological invasions: a systematic review. *Aquat. Ecol.* 52, 297-309.
- Qiu, H., Chen, Y., 2009. Bibliometric analysis of biological invasions research during the period of 1991 to 2007. *Scientometrics* 81, 601-610.
- Quinn, L.D., Jarnevich, C., Chong, G.W., Evangelista, P.H., 2011. Effects of land use and environment on alien and native macrophytes: lessons from a large-scale survey of Australian rivers. *Divers. Distrib.* 17, 132–143.
- R Development Core Team, 2019. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Rejmánek, M., 2011. Invasiveness. In: Simberloff, D., Rejmánek, M. (Eds.), *Encyclopedia of Biological Invasions*. University of California Press, California, pp. 379–385.
- Relva, MA, Westerholm, C.L., Kitzberger, T., 2009. Effects of introduced ungulates on forest understory communities in northern Patagonia are modified by timing and severity of stand mortality. *Plant Ecol.* 201, 11–22.
- Robinson, J.F., Dickerson, J.E., 1987. Does invasion sequence affect community structure? *Ecology* 68, 587-595.

- Sala, O.E., Chapin III, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770–1774.
- Shabani, F., Ahmadi, M., Kumar, L., Slhjouy-fard, S., Tehrany, M.S., Shabani, F., Kalantar, B., Esmacili, A., 2020. Invasive weed species' threats to global biodiversity: Future scenarios of changes in the number of invasive species in a changing climate. *Ecol. Indic.* 116, 106436.
- Strayer, D.L., Dudgeon, D., 2010. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *J. North Am. Benthol. Soc.* 29, 344–358.
- Teixeira, M.C., Bini, L.M., Thomaz, S.M., 2016. Biotic resistance buffers the effects of nutrient enrichment on the success of a highly invasive aquatic plant. *Freshwater Biol.* 62, 65-71.
- Thomaz, S.M., Carvalho, P., Mormul, R.P., Ferreira, F.A., Silveira, M.J., Michelan, T.S., 2009. Temporal trends and effects of diversity on occurrence of exotic macrophytes in a large reservoir. *Acta Oecol.* 35, 614–620.
- Thomaz, S.M., Mormul, R.P., Michelan, T.S., 2015. Propagule pressure, invasibility of freshwater ecosystems by macrophytes and their ecological impacts: a review of tropical freshwater ecosystems. *Hydrobiologia* 746, 39–59.
- Tilman, D., 1987. On the meaning of competition and the mechanisms of competitive superiority. *Funct. Ecol.* 1, 304–315.
- Ulrich, E., Perkins, L., 2014. *Bromus inermis* and *Elymus Canadensis* but not *Poa pratensis* demonstrate strong competitive effects and all benefit from priority. *Plant Ecol.* 215, 1269–1275.

- Valentine, J.F., Heck, Jr. K.L., 1991. The role of sea-urchin grazing in regulating subtropical seagrass meadows: evidence from field manipulations in the northern Gulf of Mexico. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 154, 215–230.
- van Puijenbroek, P.J.T.M., Beusen, A.H.W., Bouwman, A.F., 2019. Global nitrogen and phosphorus in urban waste water based on the Shared Socio-economic pathways. *J. Environ. Manage.* 231, 446–456.
- Wersal, R.M., Madsen, J.D., 2011. Influences of water column nutrient loading on growth characteristics of the invasive aquatic macrophyte *Myriophyllum aquaticum* (Vell.) Verdc. *Hydrobiologia* 665, 93–105.
- Wilsey, B., 2020. Restoration in the face of changing climate: importance of persistence, priority effects, and species diversity. *Restor Ecol.* <https://doi.org/10.1111/rec.13132>.
- Wilson, S.D., Tilman, D., 1991. Component of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology* 72, 1050–1065.
- Wood, K.A., O’Hare, M.T., McDonald, C., Searle, K.R., Daunt, F., Stillman, R.A., 2017. Herbivore regulation of plant abundance in aquatic ecosystems. *Biol. Rev.* 92, 1128–1141.

**Espécie invasora homogeneiza assembleias de
macrófitas nativas de diferentes grupos
funcionais**

Formatado conforme as normas da
publicação científica *Science of the Total
Environment*. Disponível em:
[https://www.elsevier.com/journals/science-
of-the-total-environment/0048-9697/guide-
for-authors](https://www.elsevier.com/journals/science-of-the-total-environment/0048-9697/guide-for-authors)

Espécie invasora homogeneiza assembleias de macrófitas nativas de diferentes grupos funcionais

RESUMO

Homogeneização biótica, definida como o aumento da similaridade entre um conjunto de comunidades ao longo do tempo, é uma das principais consequências das mudanças ambientais globais no Antropoceno. Este processo normalmente está associado a introdução de espécies não nativas, seguida de extinção de espécies nativas. Neste trabalho, foi avaliado se a presença de uma espécie exótica invasora de macrófita aquática, *Urochloa arrecta* (Hack. ex T. Durand & Schinz) Morrone & Zuloaga, está associada a maior similaridade entre as assembleias de macrófitas nativas no espaço e no tempo de toda a comunidade de macrófitas nativas e também as diferentes formas de de macrófitas nativas (emergentes, flutuantes e submersas). Para isso, foi utilizado dados de presença e ausência da assembleia de macrófitas nativas do reservatório de Itaipu, Brasil, em 235 pontos amostrados ao longo de 17 períodos amostrais, entre os anos de 2007 a 2019. Os resultados mostraram que a presença de *U. arrecta* está associada a menor diversidade beta tanto das assembleias de macrófitas nativas como um todo, quanto dos grupos funcionais, indicando que locais em que a *U. arrecta* está presente há maior similaridade tanto taxonômica quanto dos grupos funcionais das assembleias de macrófitas. Similarmente, a diversidade beta das assembleias em geral e dos grupos funcionais diminuiu ao longo do tempo na presença de *U. arrecta*. Em contraste, a diversidade beta das assembleias de macrófitas nativas aumentou ao longo do tempo em locais em que *U. arrecta* não ocorre. Os resultados sugerem que a presença de *U. arrecta* aumenta a similaridade entre as espécies de assembleias de macrófitas nativas no espaço e no tempo, causando homogeneização biótica dessas assembleias. Além disso, a flutuação natural na composição das espécies resultante de variações sazonais é perdida quando *U. arrecta* está presente, sugerindo que apenas algumas espécies podem coocorrer com esta macrófita invasora. Esses achados sugerem ainda que, assembleias aquáticas se tornarão cada vez mais homogêneas no futuro como resultado do aumento do número de eventos de invasão biológica mediada pelo homem, o que requer atenção no manejo biológico e no aperfeiçoamento de medidas de conservação da biodiversidade nativa.

Palavras-chave: diversidade beta, formas de vida, invasão biológica, *Urochloa arrecta*, similaridade.

3.1 INTRODUÇÃO

A extinção local de espécies é um evento natural e pode ser consequência de alterações ambientais que ocorrem gradualmente (Darwin, 1858). Entretanto, ações antrópicas têm acelerado o processo de modificação do habitat e levado uma grande quantidade de espécies a extinção, em um curto espaço de tempo (Smart et al., 2006; Olden et al., 2018). Essa extinção em massa de espécies nativas como resultado de alterações ambientais ocorre porque espécies raras ou sensíveis podem não ser capazes de viver sob as novas condições ambientais, enquanto as espécies mais resistentes a grandes oscilações no ambiente, podem persistir (Bertoncin et al., 2019). Além disso, em um ambiente sujeito a contínua alteração, com drástica redução de abundância e riqueza de espécies nativas, a chance de espécies invasoras se estabelecerem é maior (Rahel, 2002; Olden & Poff, 2003; Morri et al., 2019). Isso ocorre porque espécies invasoras apresentam grande adaptabilidade a uma ampla gama de condições ambientais. Elas podem colonizar diferentes habitats, especialmente em assembleias em que a competição interespecífica é reduzida, onde espécies invasoras frequentemente se tornam dominantes (Strayer, 2010; van Kleunen et al., 2010).

De fato, tem sido demonstrado que, com a degradação de ambientes aquáticos, mais eventos de invasão de espécies têm sido registrados nos últimos anos (p.ex. Julio Jr. et al., 2009; Daga et al., 2015; Crystal-Ornelas & Lockwood, 2020). Conforme as espécies não nativas são introduzidas nas comunidades (intencional ou acidentalmente) e as espécies nativas são extintas, a diferença da composição de espécies dentro e entre as comunidades torna-se mais similar (Olden et al., 2004; Campbell & Mandrak, 2019), levando a homogeneização biótica (McKinney & Lockwood, 1999; Olden & Poff, 2003). O aumento da similaridade de espécies entre um conjunto de comunidades ao longo do tempo é um dos principais resultados que derivam das mudanças ambientais globais no Antropoceno (Smart et al., 2006; Olden et al., 2018). A homogeneização biótica pode trazer consequências negativas não só para a biodiversidade, mas também para o funcionamento de processos ecossistêmicos, tais como

ciclagem de nutrientes e produtividade primária (Gallardo et al., 2016; Moi et al., 2021), além de diminuir a resistência e a resiliência da comunidade (Petsch, 2016; Mollot et al., 2017).

Ecossistemas aquáticos estão entre os ambientes mais impactados globalmente, como por poluição e por construções de barragens hidroelétricas (Havel et al., 2005; Alahuhta et al., 2014). A construção de reservatórios torna os ambientes aquáticos mais susceptíveis a introdução de espécies (Havel et al., 2005; Johnson et al., 2008; Ortega et al., 2018), modifica a dinâmica do fluxo de água devido ao represamento do rio e afeta as características físicas e químicas como, temperatura, geomorfologia do canal e heterogeneidade do habitat (Bunn & Arthington, 2002; Loures & Pompeu, 2019). Além disso, o aumento do nível da água e o consequente aumento de conectividade provocado pelo barramento, podem dispersar espécies não nativas para novos ambientes aquáticos, fornecendo uma maior chance dessas espécies de colonizarem, se desenvolverem e se estabelecerem nos locais que foram introduzidas (Havel et al., 2005).

Macrófitas aquáticas possuem características como a alta taxa de reprodução vegetativa e alta capacidade de dispersão, que permitem que espécies invadam diversas áreas fora de sua distribuição original e provoquem mudanças em assembleias de macrófitas aquáticas nativas (Pieterse & Murphy, 1990; Finlayson, 2005; Thomaz et al., 2015). A alta capacidade das macrófitas aquáticas invasoras de se estabelecerem e formarem bancos densos com alta biomassa podem diminuir a diversidade de espécies de macrófitas aquáticas nativas (Michelan et al. 2010a). Além de efeitos sobre a diversidade local, a introdução de espécies não nativas de macrófitas aquáticas pode aumentar a similaridade de assembleias nativas e causar a homogeneização biótica (McKinney, 2004). Dessa forma, se torna extremamente necessário entender o papel das invasões biológicas sobre a similaridade de assembleias de macrófitas aquáticas ao longo do tempo.

Assembleias de macrófitas aquáticas são compostas por espécies que apresentam diferentes formas de vida (p. ex. plantas emergentes, flutuantes e submersas) e a manutenção

da diversidade e da redundância funcional de macrófitas nos ecossistemas é de grande importância para a manutenção e integridade do ecossistema (Alahuhta & Heino, 2013; Schneider et al., 2018). As diferentes formas de vida ocupam posições distintas na coluna de água e utilizam de forma distinta os recursos disponíveis, tais como, disponibilidade de luz e nutrientes, tanto da coluna de água quanto do sedimento (Thomaz & Bini, 2003). Por exemplo, espécies de macrófitas com forma de vida emergente são favorecidas com alta disponibilidade de luz e são mais dependentes dos nutrientes dissolvidos no solo (Hautier et al., 2009; Akasaka et al., 2010), enquanto que espécies flutuantes e submersas são mais dependentes da disponibilidade de luz subaquática e dos nutrientes disponíveis na água (Giblin et al., 2014; Luhtala et al., 2016).

Em território brasileiro, a espécie de macrófita aquática invasora *Urochloa arrecta* (Hack. ex T. Durand & Schinz) Morrone & Zuloaga é encontrada em alta frequência e biomassa (Thomaz et al., 2009; Michelan et al., 2010a; Fares et al., 2020). Pertencente à família Poaceae, *U. arrecta* é uma espécie nativa da África, apresenta forma de vida do tipo emergente, e é encontrada em zonas litorâneas de diversos ambientes aquáticos, como riachos, lagos, lagoas naturais e artificiais, como reservatórios (Michelan et al., 2010a; Fernandes et al., 2013; Pott & Pott, 2003). *U. arrecta* é uma espécie que pode se regenerar rapidamente e apresentar eficiente estratégia de dispersão, alta taxa de crescimento relativo e rápida taxa de recuperação após distúrbios (Michelan et al., 2010b). Em razão dessas características, estudos a longo prazo são fundamentais para entender melhor os impactos dessa espécie invasora sobre a homogeneização biótica de assembleias de macrófitas nativas.

Neste estudo, utilizando dados de composição de espécies de macrófitas aquáticas em um reservatório na região subtropical (Itaipu binacional – Paraná/Brasil), ao longo de nove anos, investigou-se se a presença de *U. arrecta* aumenta a similaridade espacial e temporal, por meio da redução da diversidade beta entre as assembleias de macrófitas aquáticas nativas. Além disso, foi avaliado se a presença de *U. arrecta* afeta similarmente diferentes grupos funcionais

de macrófitas aquáticas nativas (emergentes, flutuantes e submersas) tanto espacialmente quanto temporalmente. A hipótese testada foi de que a presença da espécie invasora *U. arrecta* promove a homogeneização biótica tanto taxonômica quanto dos grupos funcionais de macrófitas aquáticas nativas no espaço e no tempo. Consequentemente, foi esperado que ocorresse uma diminuição espacial e temporal da diversidade beta em assembleias de macrófitas aquáticas nativas com a presença de *U. arrecta* tanto da comunidade como um todo quanto dos grupos funcionais.

3.2 MÉTODOS

3.2.1 ÁREA DE ESTUDO E DELINEAMENTO AMOSTRAL

Para avaliar se a presença de *U. arrecta* está associada com aumento na similaridade composicional em assembleias de macrófitas nativas e dos grupos funcionais no espaço e no tempo, foi utilizado um conjunto de dados de macrófitas aquáticas ao longo de nove anos em um reservatório subtropical. Para isso, foram utilizados dados de presença e ausência de espécies de macrófitas aquáticas coletadas no reservatório de Itaipu binacional localizado no rio Paraná, entre a fronteira Brasil-Paraguai (24° 15' S e 25° 33' S; 54° 00' O e 54° 37' O). O reservatório de Itaipu possui 1.350 km² de extensão e aproximadamente 22 metros de profundidade média, com variação média no nível de água de um metro por ano (Thomaz et al. 2009).

A composição de espécies de macrófitas aquáticas na margem leste do reservatório de Itaipu (território brasileiro) foi avaliada em uma amostragem durante o ano de 2008, e duas amostragens em cada ano de 2007, 2009, 2010, 2015, 2016, 2017, 2018 e 2019, totalizando 17 períodos amostrais. Em cada período amostral, foram analisados 235 locais georreferenciados. Tendo em vista que em alguns períodos amostrais alguns locais estavam inacessíveis (o que reduziu em 61 as amostragens), um total de, 3.934 amostragens foram realizadas ao longo de nove anos. Os 235 locais estavam distribuídos em oito braços do reservatório de Itaipu, sendo

amostrados entre 26 a 30 locais proporcionalmente a área de cada braço (Figura 1). Os braços presentes no reservatório são classificados entre mesotrófico e eutrófico (Thomaz et al. 2009). Os locais de amostragem foram categorizados em dois grupos: assembleias de macrófitas aquáticas com *U. arrecta* e assembleias sem *U. arrecta*. Além disso, para avaliar se a presença de *U. arrecta* afeta diferentes grupos funcionais de macrófitas aquáticas nativas ao longo do tempo, a composição de espécies de macrófitas foi classificada de acordo com as principais formas de vida que se encontram (emergentes, flutuantes e submersas) (Sculthorpe, 1967). Assim, as formas de vida das espécies de macrófitas foram usadas como um *surrogate* de grupos funcionais.

As amostragens foram realizadas com o auxílio de um barco em velocidade lenta e constante, em que três observadores independentes, registraram ao longo de toda a margem as macrófitas aquáticas presentes, cobrindo cerca de 100m da margem. Espécies que não foram reconhecidas foram coletadas para posterior identificação. Além disso, um garfo com cabo de três metros de comprimento foi utilizado para coleta de espécies submersas para diminuir o risco de subestimar a riqueza dessas espécies (Thomaz et al. 2009).

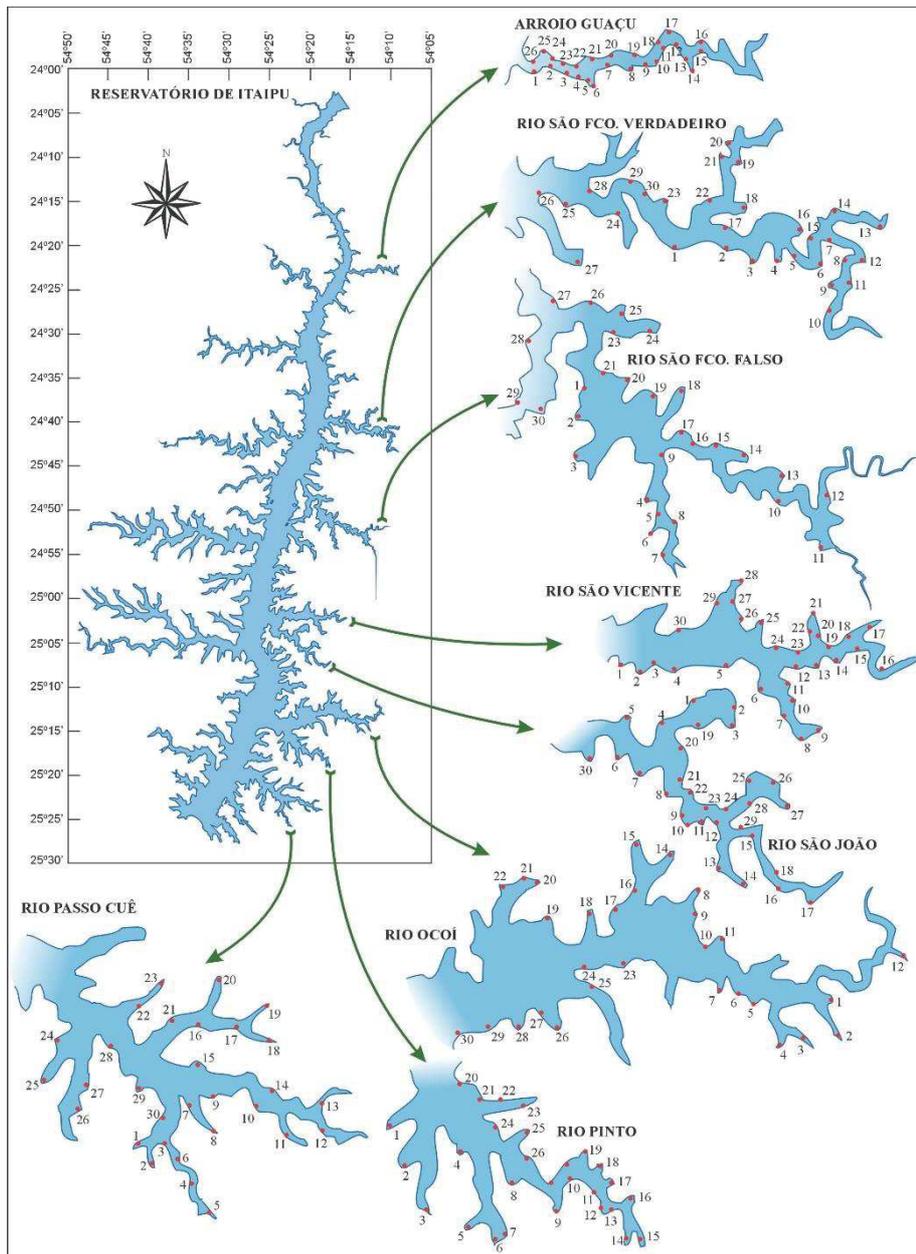


Figura 1 – Área do reservatório de Itaipu, Paraná, Brasil, evidenciando os oito braços do reservatório em que a composição de espécies de macrófitas aquáticas foi determinada, em 235 locais de amostragem e 17 períodos amostrais entre os anos de 2007 a 2019. Todos os locais de amostragem estão localizados na margem leste do reservatório (território brasileiro).

3.2.2 ANÁLISE DE DADOS

Primeiro, calculou-se a diversidade beta das assembleias de macrófitas nativas entre locais com e sem *U. arrecta*, agrupando os 235 locais amostrados dos 17 períodos amostrais.

Com dados de presença e ausência, a diversidade beta foi estimada usando a dissimilaridade de Jaccard, e a matriz resultante dessa dissimilaridade foi utilizada para avaliar a homogeneidade multivariada das dispersões de grupo (PERMDISP; Anderson et al., 2006). A PERMDISP foi utilizada para testar se a dispersão média dentro de cada grupo (a qual é medida através da distância média das amostras ao seu centroide) (Anderson et al., 2006) varia entre locais com e sem *U. arrecta*. Foram utilizadas permutações para testar a diferença na diversidade beta de assembleias de macrófitas aquáticas entre locais com e sem *U. arrecta*. Similarmente, foi estimada a diversidade beta para cada grupo funcional usando dissimilaridade de Jaccard, e utilizou-se os dados da matriz resultante dessa dissimilaridade para testar se a homogeneidade multivariada dentro de cada grupo varia entre locais com e sem *U. arrecta* (PERMDISP; Anderson et al., 2006). Foram utilizadas permutações para testar a diferença na diversidade beta de macrófitas nativas (de toda a assembleia e para cada grupo funcional individualmente) em locais com e sem *U. arrecta*. Ambas as análises de PERMDISP foram realizadas através de 999 permutações (PERMANOVA; Anderson, 2005) e representadas através do gráfico de Análise de Coordenadas Principais (PCoA). As análises foram conduzidas utilizando a função ‘betadisper’ do pacote ‘vegan’ no software R (R Development Core Team, 2019).

Adicionalmente, para verificar se a presença de *U. arrecta* afeta a diversidade beta das assembleias nativas ao longo do tempo, calculou-se a diversidade beta como uma medida da variação espacial entre os locais de amostragens, identificando a contribuição local para a diversidade beta (LCBD – em inglês: Local Contribution to Beta Diversity) de cada assembleia de macrófitas nativas com e sem *U. arrecta*. A LCBD representa o grau de singularidade das unidades de amostragem (Legendre & De Cáceres, 2013) em termos de composição da assembleia nativa com e sem *U. arrecta*. Para avaliar a variação temporal na diversidade beta das macrófitas nativas, foi calculado a LCBD para cada período amostral. Finalmente, também foi calculado a LCBD para cada grupo funcional de macrófitas aquáticas (emergentes, flutuantes e submersas).

A relação entre a LCBD da assembleia de macrófitas nativas de toda a assembleia e de cada grupo funcional, em locais com e sem *U. arrecta* ao longo do tempo, foi avaliada usando modelos mistos aditivos generalizados (GAMM). Para determinar se o tempo altera a relação da LCBD em assembleias de macrófitas aquáticas nativas com e sem *U. arrecta*, foi adicionado um termo de interação entre presença/ausência de *U. arrecta**tempo para os modelos GAMMs e medido a suavidade (*smooth*) dessa interação. Os braços do reservatório, onde as assembleias de macrófitas aquáticas foram avaliadas, foram incluídos como fatores aleatórios nos modelos, permitindo que o intercepto variasse independentemente para cada braço. Utilizou-se modelos GAMMs devido aos dados de LCBD das assembleias de macrófitas aquáticas nativas apresentarem uma tendência não-linear. Os modelos GAMMs foram ajustados usando o pacote ‘*gamm4*’ e plotados usando a função ‘*plotGAMM*’ do pacote ‘*voxel*’ no software R (R Development Core Team, 2019).

3.3 RESULTADOS

No total foram registradas 56 espécies de macrófitas aquáticas, sendo 26 espécies do tipo emergente, 15 flutuantes e 10 submersas (5 espécies eram de outros grupos funcionais menos abundantes). Das 3.934 amostragens resultantes dos 17 períodos amostrais, 1.046 eram sem *U. arrecta* e 2.888 amostragens com *U. arrecta*. A diversidade beta das assembleias de macrófitas aquáticas foi maior em assembleias sem *U. arrecta* (distância média para o centroide = 0,571) comparado a assembleias com *U. arrecta* (distância média para o centroide = 0,339) (Pseudo- $F_{1, 3934} = 127,77$; $P = 0,001$; Figura 2).

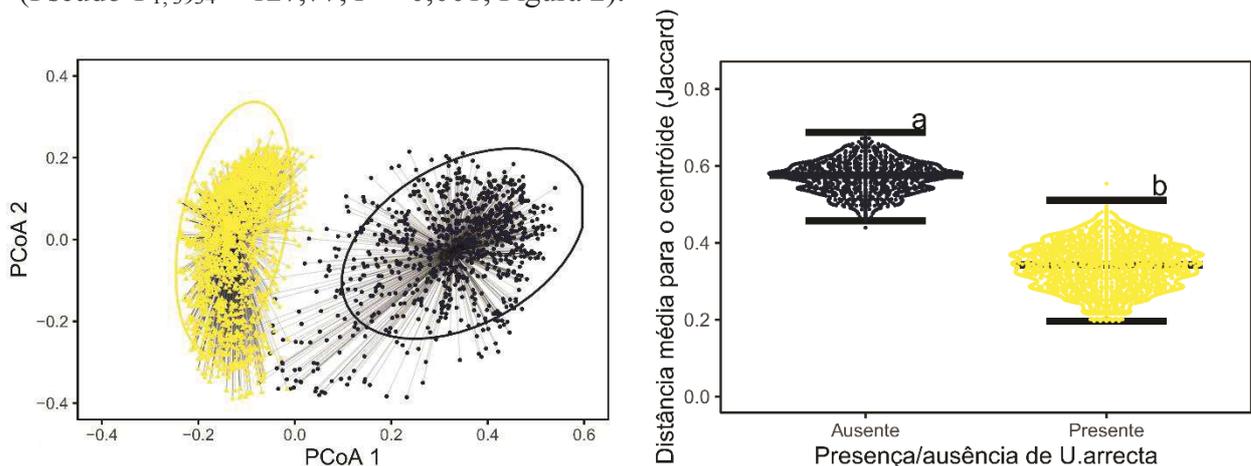


Figura 2 – Diversidade beta entre locais com e sem *U. arrecta* usando o índice de dissimilaridade de Jaccard (a) Gráfico de Análise de Coordenadas Principais (PCoA) para a assembleia de macrófitas aquáticas no geral, entre os locais com e sem *U. arrecta*. Os círculos pretos correspondem aos locais sem *U. arrecta*, enquanto que os triângulos amarelos correspondem aos locais com *U. arrecta*. Os centróides para cada grupo não estão posicionados no centro do polígono. (b) Gráfico de dispersão *beeswarm* evidenciando a distância média para o centroide e o desvio padrão em locais com e sem *U. arrecta*. Letras diferentes indicam que a distância média para o centroide foi significativamente diferente entre locais com e sem *U. arrecta*.

Uma menor diversidade beta das assembleias de macrófitas nativas na presença de *U. arrecta* comparado a locais sem a espécie invasora, foi observada para todos os diferentes grupos funcionais de macrófitas aquáticas. Portanto, assembleias de macrófitas emergentes, flutuantes e submersas apresentaram uma diversidade beta significativamente maior entre os locais sem *U. arrecta* (distâncias médias para o centroide = 0,522, 0,628 e 0,535, respectivamente) do que entre locais com a presença da espécie invasora (distâncias médias para o centroide = 0,284, 0,410, 0,281, respectivamente); ($F_{1, 3884} = 66,95$; $P = 0,001$ para emergentes; $F_{1, 1665} = 89,66$; $P = 0,001$ para flutuantes; $F_{1, 2626} = 77,09$; $P = 0,001$ para submersas; Figura 3).

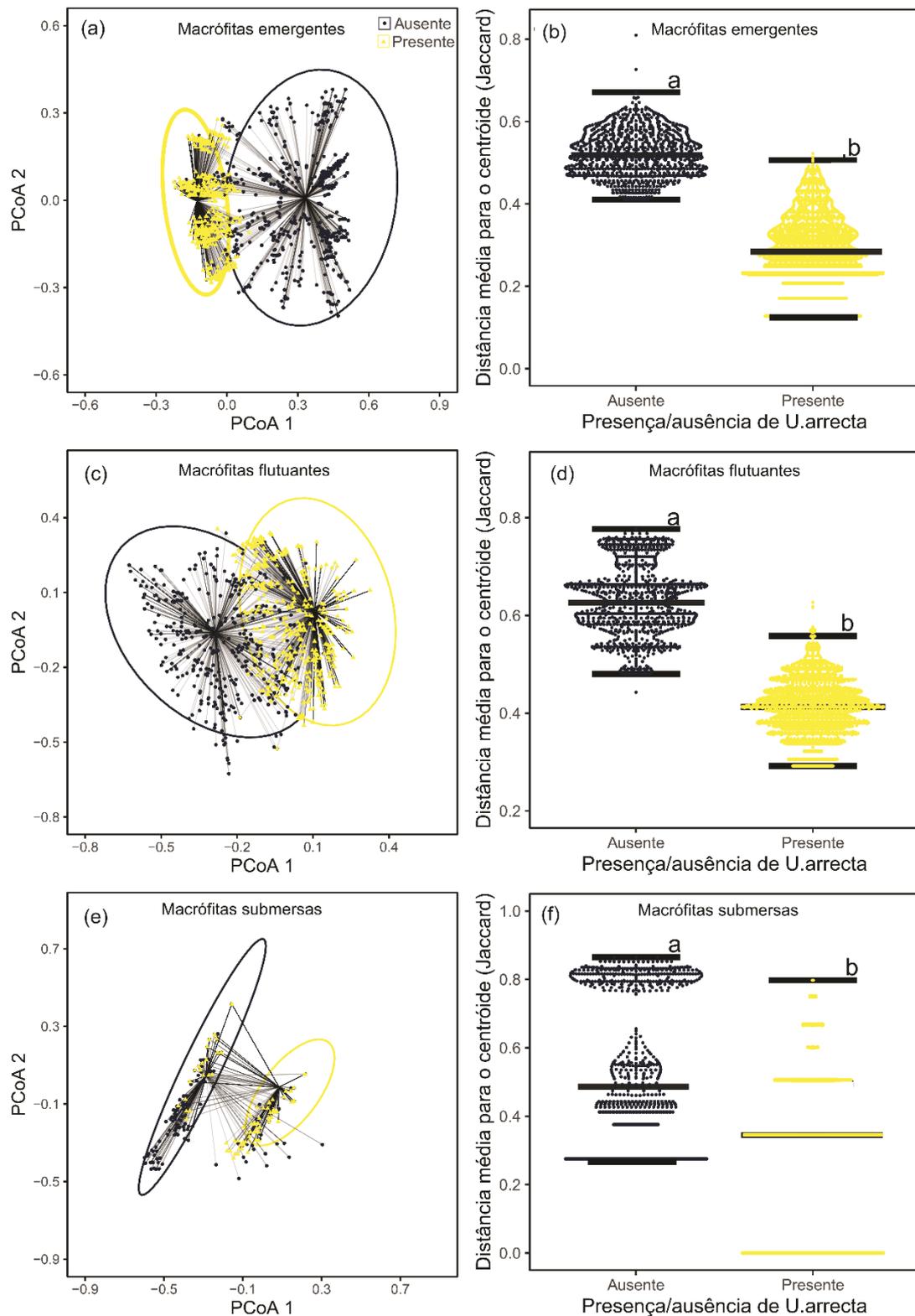


Figura 3 – Diversidade beta entre locais com e sem *U. arrecta* calculada usando o índice de dissimilaridade de Jaccard. (a, c, e) gráficos de Análises de Coordenadas Principais (PCoA) para os grupos de macrófitas emergentes, flutuantes e submersas, respectivamente, entre os locais com e sem *U. arrecta*. Os círculos pretos correspondem aos locais sem *U. arrecta*, enquanto que os triângulos

amarelos correspondem aos locais com *U. arrecta*. Os centróides para cada grupo não estão posicionados no centro dos polígonos. (b, d, f) gráficos de dispersão *beeswarm* evidenciando as distâncias médias para os centroides e os desvios padrões para os grupos de macrófitas emergentes (b), flutuantes (d) e submersas (f) em locais com e sem *U. arrecta*. Letras diferentes acima dos gráficos indicam que as distâncias médias para os centróides foram significativamente diferentes entre locais com e sem *U. arrecta*.

Os modelos GAMMs mostraram que a contribuição local para a diversidade beta (LCBD) das assembleias de macrófitas aquáticas responderam ao longo do tempo de forma significativa e diferente em locais com e sem *U. arrecta* (Tabela 1; Figura 4). No geral, a LCBD das assembleias de macrófitas nativas aumentou ao longo do tempo em locais sem *U. arrecta*, enquanto que, em locais com *U. arrecta* a LCBD reduziu com o tempo (Figura 4a). Aumento da LCBD das assembleias de macrófitas nativas sem *U. arrecta* ao longo do tempo foi observada para todos os grupos funcionais de macrófitas aquáticas estudados: emergentes, flutuantes e submersas, enquanto que a LCBD dos grupos funcionais em locais com *U. arrecta* reduziu ao longo do tempo (Figura 4 b, c e d). É importante notar também que, a LCBD flutuou muito mais ao longo do tempo em locais sem *U. arrecta* do que em locais com *U. arrecta* (Figura 4), evidenciando que *U. arrecta* reduz a variabilidade nas assembleias de macrófitas nativas ao longo do tempo.

Tabela 1 – Resultados dos modelos mistos aditivos generalizados (GAMMs), que testaram a contribuição de cada assembleia de macrófitas aquáticas nativas (de toda a assembleia e de cada grupo funcional) para a diversidade beta total encontrada (LCBD) na presença e na ausência de *U. arrecta*, em cada período amostral. Os diferentes braços do reservatório, onde as assembleias de macrófitas nativas foram avaliadas, foram incluídos como fatores aleatórios nos modelos, permitindo que o intercepto variasse independentemente para cada braço. *gle* = grau de liberdade efetivo

LCBD local de macrófitas nativas	N	Tempo: <i>U.arrecta</i> presente			Tempo: <i>U.arrecta</i> ausente			R ² adjacente
		<i>gle</i>	F	P	<i>gl</i>	F	P	
Comunidade geral	3934	7,418	17,72	< 0,001***	8,333	125,56	< 0,001***	0,289
Apenas emergentes	3884	5,626	22,92	< 0,001***	4,474	15,35	< 0,001***	0,054
Apenas flutuantes	1665	7,211	23,48	< 0,001***	8,664	20,70	< 0,001***	0,102
Apenas submersas	2626	1,326	26,527	< 0,001***	4,595	4,755	< 0,001***	0,199

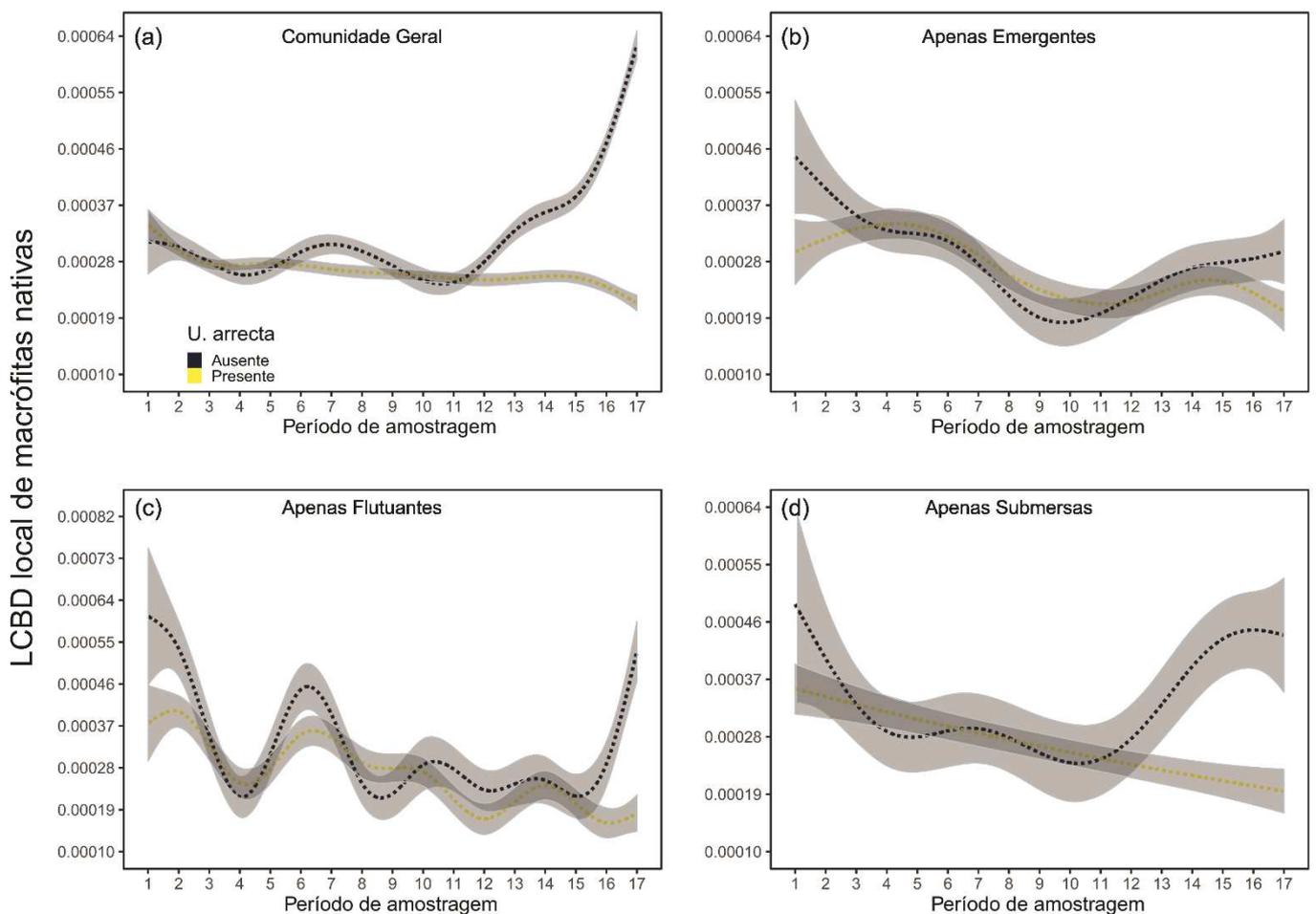


Figura 4 – Resultados das relações entre a LCBD das assembleias de macrófitas nativas ao longo dos 17 períodos amostrais (entre os anos 2007 e 2019) com *U. arrecta* (pontilhado amarelo) e sem *U. arrecta* (pontilhado preto), (a) para toda a assembleia de macrófitas aquáticas, (b) apenas para macrófitas emergentes, (c) apenas para macrófitas flutuantes, e (d) apenas para macrófitas submersas. As curvas e as áreas em cinza representam os valores preditos pelos modelos GAMMs e o intervalo de confiança de

95% das estimativas, respectivamente.

3.4 DISCUSSÃO

O número de espécies de macrófitas aquáticas invadindo novos ecossistemas vêm aumentando nos últimos anos (Evangelista et al., 2014). Macrófitas invasoras podem causar grandes perdas de biodiversidade, prejudicando o funcionamento dos ecossistemas aquáticos, resultando em incalculáveis prejuízos econômicos (Villamagna & Murphy, 2010). Nesse sentido, entender como as macrófitas invasoras afetam as comunidades nativas têm sido um desafio na ecologia. No entanto, os estudos prévios que avaliaram os impactos de macrófitas invasoras foram realizados em pequenas escalas espaciais e curtas escalas temporais (p.ex. Michelan et al., 2010a). Isso tem limitado o nosso entendimento sobre os impactos de macrófitas invasoras, uma vez que, os impactos de invasores podem mudar entre diferentes locais invadidos e ao longo do tempo.

Nesse estudo, foi utilizado um grande banco de dados (> 3000 amostragens) para avaliar como uma macrófita invasora (*U. arrecta*) afeta a diversidade beta de comunidades de macrófitas nativas ao longo de nove anos. Os resultados mostraram que nas assembleias de macrófitas aquáticas em que a espécie invasora estava presente, a diversidade beta foi menor quando comparada às assembleias em que a *U. arrecta* estava ausente. Menores valores de diversidade beta indicam maior similaridade entre a composição de espécies das assembleias. Além disso, assembleias de macrófitas nativas de todos os grupos funcionais tiveram menores valores de diversidade beta na presença de *U. arrecta* do que na ausência dela. Dessa forma, aponta-se dois fatores relevantes sobre a invasão de *U. arrecta*. Primeiro, é possível que a ocorrência de *U. arrecta* esteja relacionada com a existência de locais onde a comunidade nativa seja simplificada, o que facilitaria o processo de invasão (p.ex. Elton, 1958). Segundo, é possível que *U. arrecta* esteja causando homogeneização das assembleias de macrófitas nativas, o que avaliamos com uma análise temporal da alteração da diversidade beta.

A contribuição local das assembleias de macrófitas nativas para a diversidade beta (LCDB) foi reduzida ao longo do tempo na presença de *U. arrecta*, enquanto locais em que a *U. arrecta* não ocorre a contribuição local aumentou. De forma semelhante, a LCBD de cada grupo funcional (emergente, flutuante e submersa) diminuiu ao longo do tempo em assembleias com *U. arrecta* comparado a assembleias sem *U. arrecta*. A redução da LCBD ao longo do tempo tanto para a diversidade beta taxonômica quanto para os grupos funcionais, evidencia que independentemente de haver a possibilidade de efeito *a priori*, a presença de *U. arrecta* está de fato homogeneizando as assembleias de macrófitas nativas.

Os resultados mostraram, também, maior flutuação nos valores de LCBD ao longo do tempo em assembleias sem *U. arrecta* do que em assembleias com *U. arrecta*. Isso indica um efeito temporal de homogeneização biótica nas assembleias de macrófitas nativas com a *U. arrecta* presente, pois ela tende a reduzir a variabilidade dessas assembleias. Comunidades aquáticas flutuam ao longo do tempo em função dos fatores ambientais como períodos de cheia e seca, inverno e verão (Boschilia et al., 2008; Penha et al., 2017). Dessa forma, é esperado que haja variações sazonais no padrão taxonômico e funcional da comunidade naturalmente. Contudo, a presença de *U. arrecta* diminui essa flutuação das assembleias, provavelmente por excluir competitivamente espécies nativas ao longo do tempo, levando a homogeneização das assembleias de macrófitas nativas. Por exemplo, o crescimento excessivo de *U. arrecta* pode reduzir o espaço, bem como os nutrientes disponíveis para espécies emergentes. Ao crescer e avançar sobre a água, *U. arrecta* pode deslocar espécies flutuantes e causar sombreamento para espécies submersas. Assim, é possível que locais com *U. arrecta* que apresentaram temporalmente menor variabilidade da contribuição local para a diversidade beta, seja uma evidência de homogeneização biótica.

Assembleias de macrófitas aquáticas são de grande importância para o ecossistema aquático por aumentar a diversidade de outros grupos biológicos, como invertebrados e peixes, devido a alta complexidade estrutural que oferecem (Pelicice et al., 2008; Thomaz & Cunha,

2010). Assim a homogeneização biótica causada pela presença da espécie invasora *U. arrecta* pode resultar em uma menor heterogeneidade ambiental causando, conseqüentemente, potenciais impactos sobre às comunidades associadas, como a abundância de invertebrados e das assembleias de peixes (Mormul et al., 2011; Carniatto et al., 2020).

Espécies com a mesma forma de vida tendem a competir por recursos semelhantes, enquanto que espécies morfológicamente diferentes exploram diferentes recursos (Gopal & Goel, 1993; Byun et al., 2013; Borgnis & Boyer, 2016). Apesar disso, assembleias de macrófitas aquáticas ocupam predominantemente habitats litorâneos (Thomaz & Bini, 2003). Nesses locais, a competição por recursos é intensa, uma vez que a riqueza de espécies de macrófitas aquáticas das diferentes formas de vida é alta (Scheffer et al., 2003; Kankanamge & Kodithuwakku, 2017). Por exemplo, plantas emergentes, como a *U. arrecta* que são enraizadas, mas apresentam caules flutuantes e folhas emergentes, reduzem a disponibilidade subaquática de luz e dificultam o desenvolvimento de macrófitas submersas, por limitar um recurso essencial para o crescimento de espécies submersas – a luz (Michelan et al., 2010a; Zhang et al., 2012; Luhtala et al., 2016).

Era esperado que *U. arrecta* por ser emergente causasse maior impacto negativo nas espécies nativas de macrófitas emergentes devido à competição. Contudo, os resultados mostram que esse impacto negativo também ocorre para assembleias nativas de macrófitas submersas e flutuantes (Gopal & Goel, 1993; Michelan et al., 2010a; Luhtala et al., 2016). Apesar da *U. arrecta* servir como âncora para espécies flutuantes, em altas densidades, apenas espécies flutuantes de pequeno porte conseguem coocorrer com a *U. arrecta*, causando a diminuição da riqueza desse grupo funcional (Thomaz & Michelan, 2011). No geral, no reservatório de Itaipu, a riqueza de espécies de macrófitas submersas foi menor comparado a espécies emergentes e flutuantes (ver também, Mormul et al., 2010; Boschilia et al., 2016). Espécies submersas de macrófitas são sensíveis a alterações ambientais e podem ser localmente extintas em decorrência do aumento da turbidez da água e da diminuição da disponibilidade de

luz subaquática (Bando et al., 2015). O que os resultados sugerem é que, além de serem sensíveis a variações ambientais, espécies submersas também podem ser extintas em decorrência da área de distribuição e do aumento populacional de plantas invasoras, especialmente se essas forem emergentes, como a *U. arrecta*. A extinção local de espécies de macrófitas submersas e flutuantes causadas pela coocorrência com *U. arrecta* pode inclusive ter consequências negativas para a diversidade de outras assembleias tais como peixes, micro e macroinvertebrados da região, pois essas plantas tem fundamental papel na estruturação do ambiente fornecendo maior heterogeneidade do habitat (Brito et al., 2021; Nonato et al., 2021).

Uma das potenciais consequências da homogeneização biótica dos grupos funcionais de macrófitas é a redução da redundância funcional nas assembleias com *U. arrecta*. Espécies que desempenham funções semelhantes no habitat permitem uma maior proteção (*buffer*) contra impactos deletérios e alterações do habitat (Walker, 1992). Os resultados mostram que assembleias em que a espécie invasora está presente possuem uma perda contínua de espécies que desempenham funções semelhantes, o que pode reduzir a resistência e resiliência do ambiente a distúrbios, aumentando inclusive a susceptibilidade do ambiente a um novo evento de invasão (Stefani et al., 2020). Os impactos causados pela *U. arrecta* não se resumem somente a homogeneização biótica, mas também a possível facilitação de entrada de outras espécies invasoras.

O barramento do curso natural do rio em decorrência da construção de um reservatório inunda grandes áreas e conecta ambientes outrora isolados (p. ex. Julio Jr. et al., 2009). Nesse cenário de aumento da conectividade e expansão da área potencial de distribuição, *U. arrecta*, que se reproduz vegetativamente principalmente via propágulos (fragmentos da planta capazes de se desenvolver), pode aumentar sua capacidade e frequência de dispersão (i.e., maior pressão de propágulos), elevando as chances de colonizar novas áreas. Com isso pode aumentar sua área de distribuição, tornando-a um dos principais fatores para estruturação de toda a comunidade biológica regional (Martins et al., 2008; Thomaz et al., 2015). Trabalhos mostram

que a elevação na biomassa de *U. arrecta* diminui a biomassa de macrófitas nativas e a abundância de peixes (Carniatto et al., 2013; Michelan et al., 2018), ao ponto que, aumentos extremos de biomassa de *U. arrecta*, estão associados a não ocorrência de macrófitas nativas e de peixes (Carniatto et al., 2013).

Embora essa relação entre aumento de biomassa de *U. arrecta* e a redução do tamanho das populações e da riqueza de espécies nativas tenha sido demonstrada apenas para macrófitas aquáticas e peixes, ela possivelmente também ocorre em outros *taxa*, tais como micro e macroinvertebrados aquáticos. Esses resultados exemplificados acima mostram a magnitude do efeito da homogeneização biótica causada pela espécie invasora em um curto período de tempo, e os resultados deste estudo mostram que o efeito negativo se torna maior ao longo do tempo caso nenhuma medida de manejo seja usada para controlar o tamanho das populações de *U. arrecta*. Assim, futuras pesquisas de longo prazo podem ser conduzidas para investigar se a magnitude do efeito negativo de *U. arrecta* também aumenta ao longo do tempo para outras assembleias, similarmente ao que foi demonstrado neste estudo para as assembleias de macrófitas aquáticas.

Conclui-se que a presença da espécie invasora *U. arrecta* aumenta a similaridade entre as espécies de diferentes assembleias de macrófitas nativas, ocorrendo, também, em todos os grupos funcionais de macrófitas aquáticas. Além disso, a flutuação natural da composição de espécies em diferentes locais resultante de variações sazonais é perdida quando *U. arrecta* se estabelece. Isso destaca que estudos de longo prazo são essenciais para entender melhor os impactos causados por espécies invasoras sobre a biota nativa. A homogeneização biótica de macrófitas reduz a heterogeneidade do ambiente, o que prejudica toda a comunidade, especialmente espécies que vivem associadas as macrófitas aquáticas. É provável que como os eventos de invasões biológicas estão cada vez mais frequentes, a relação das espécies nativas com essa espécie invasora determine quais espécies serão extintas e quais conseguirão persistir.

REFERÊNCIAS

- Akasaka, M., Takamura, N., Mitsuhashi, H., Kadono, Y. 2010. Effects of land use on aquatic macrophyte diversity and water quality of ponds. *Freshwater Biol.* 55, 909-922.
- Alahuhta, J., Heino, J., 2013. Spatial extent, regional specificity and metacommunity structuring in lake macrophytes. *J. Biogeogr.* 40, 1572-1582.
- Alahuhta, J., Kanninen, A., Hellsten, S., Vuori, Kari-Matti, Kuoppala, M., Hämäläinen, H., 2014. Variable response of functional macrophyte groups to lake characteristics, land use, and space: implications for bioassessment. *Hydrobiologia* 737, 201-214.
- Anderson, M.J., 2005. *Permanova: A Fortran Computer Program for Permutational Multivariate Analysis of Variance*. Department of Statistics, University of Auckland, Auckland. pp. 32-46.
- Anderson, M.J., Ellingsen, K.E., McArdle, B.H., 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecol. Lett.* 9, 683-693.
- Bando, F. M., Michelan, T.S., Cunha, E.R., Figueiredo, B.R.S., Thomaz, M.T., 2015. Macrophyte species richness and composition are correlated with canopy openness and water depth in tropical floodplain lakes. *Braz. J. Bot.* 38, 289-294.
- Bertoncin, A.P.S., Pinha, G.D., Baumgartner, M.T., Mormul, R.P., 2019. Extreme drought events can promote homogenization of benthic macroinvertebrate assemblages in a floodplain pond in Brazil. *Hydrobiologia* 826, 379-393.
- Borgnis, E., Boyer, K.E., 2016. Salinity tolerance and competition drive distributions of native and invasive submerged aquatic vegetation in the upper San Francisco estuary. *Estuaries and Coasts* 39, 707-717.
- Boschilia, S.M., Oliveira, E.F., Thomaz, S.M., 2008. Do aquatic macrophytes co-occur randomly? An analysis of null models in a tropical floodplain. *Oecologia* 156, 203–214.

- Boschilia, S.M., Oliveira, E.F., Schwarzbald, A., 2016. Partitioning beta diversity of aquatic macrophyte assemblages in a large subtropical reservoir: prevalence of turnover or nestedness?. *Aquat. Sci.* 78, 615-625.
- Brito, J.S., Michelan, T.S., Juen, L., 2021. Aquatic macrophytes are important substrates for Libellulidae (Odonata) larvae and adults. *Limnology*
- Bunn, S., Arthington, A., 2002. Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environ. Manage.* 30, 492–507.
- Byun, C., de Blois, S., Brisson, J., 2013. Plant functional group identity and diversity determine biotic resistance to invasion by an exotic grass. *J. Ecol.* 101, 128–139.
- Campbell, S.E., Mandrak, N.E., 2019. Temporal dynamics of taxonomic homogenization in the fish communities of the Laurentian Great Lakes. *Divers Distrib.* 25, 1870– 1878.
- Carniatto, N., Thomaz, S.M., Cunha, E.R., Fugi, R., Ota, R.R., 2013. Effects of an invasive alien poaceae on aquatic macrophytes and fish communities in a neotropical reservoir. *Biotropica*, 45, 747-754.
- Carniatto, N., Cunha, E.R., Thomaz, S.M., Quirino, B.A., Fugi, R., 2020. Feeding of fish inhabiting native and non-native macrophyte stands in a Neotropical reservoir. *Hydrobiologia* 847, 1553–1563.
- Crystal-Ornelas, R., Lockwood, J.L., 2020. Cumulative meta-analysis identifies declining but negative impacts of invasive species on richness after 20 yr. *Ecology* 101, e03082.
- Daga, V.S., Skora, F., Padial, A.A., Gubiani, E.A., Vitule, J.R.S., 2015. Homogenization dynamics of the fish assemblages in Neotropical reservoirs: comparing the roles of introduced species and their vectors. *Hydrobiologia* 746, 327–347.
- Darwin, C., 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray. London
- Elton, C.S., 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. The University of Chicago Press, Chicago.

- Evangelista, H.B.A., Thomaz, S.M., Umetsu, C.A., 2014. Na analysis of publications on invasive macrophytes in aquatic ecosystems. *Aquat. Invasions* 9, 521–528.
- Fares, A.L.B., Nonato, F.A.S., Michelan, T.S., 2020. New records of the invasive macrophyte, *Urochloa arrecta* extend its range to eastern Brazilian Amazon altered freshwater ecosystems. *Acta Amazon.* 50, 133-137.
- Fernandes, L.F.G., Teixeira, M.C., Thomaz, S.M., 2013. Diversity and biomass of native macrophytes are negatively related to dominance of an invasive Poaceae in Brazilian subtropical streams. *Acta Limnol. Bras.* 25, 202-209.
- Finlayson, C.M., 2005. Plant ecology of Australia's tropical floodplain wetlands: a review. *Ann. Bot.* 96, 541–555.
- Gallardo, B., Clavero, M., Sanchez, M.I., Vilá, M., 2016. Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Glob. Change Biol.* 22, 151–163.
- Giblin, S.M., Houser, J.N., Sullivan, J.F., Langrehr, H.A., Rogala, J.T., Campbell, B.D., 2014. Thresholds in the response of free-floating plant abundance to variation in hydraulic connectivity, nutrients, and macrophyte abundance in a large floodplain river. *Wetlands* 34, 413–425.
- Gopal, B., Goel, U., 1993. Competition and allelopathy in aquatic plant communities. *Bot. Rev.* 59, 155-210.
- Hautier, Y., Niklaus, P.A., Hector, A., 2009. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science* 324, 636-638.
- Havel, J.E., Lee, C.E., Zanden, M.J.V., 2005. Do reservoirs facilitate invasions into landscapes? *Bioscience* 55, 518–525.
- Johnson, P.T., Olden, J.D., Zanden, M.J.V., 2008. Dam invaders: impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Front. Ecol. Environ.* 6, 357-363.

- Júlio Jr, H.F., Tós, C.D., Agostinho, A.A., Pavanelli, C.S., 2009. A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the upper river Paraná basin. *Neotropical Ichthyol.* 7, 709-718.
- Kankanamge, C.E., Kodithuwakku, H., 2017. Effect of interspecific competition on the growth and nutrient uptake of three macrophytes in nutrient-rich water. *Aquat. Ecol.* 51, 625–634.
- Legendre, P., De Cáceres, M., 2013. Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecol. Lett.* 16, 951–963.
- Loures, R.C., Pompeu, P.S., 2019. Temporal changes in fish diversity in lotic and lentic environments along a reservoir cascade. *Freshwater Biol.* 64, 1806– 1820.
- Luhtala, H., Kulha, N., Tolvanen, H., Kalliola, R., 2016. The effect of underwater light availability dynamics on benthic macrophyte communities in a Baltic Sea archipelago coast. *Hydrobiologia* 776, 277–29.
- Martins, D., Costa, N., Terra, M., Marchi, S., 2008. Caracterização da comunidade de plantas aquáticas de dezoito reservatórios pertencentes a cinco bacias hidrográficas do Estado de São Paulo. *Planta Daninha* 26, 17-32.
- McKinney, M.L., 2004. Measuring floristic homogenization by non-native plants in North America. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 13, 47–53.
- McKinney, M.L., Lockwood, J.L., 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol. Evol.* 14, 450–453.
- Michelan, T.S., Thomaz, S.M., Mormul, R.P., Carvalho, P., 2010a. Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Freshwater Biol.* 55, 1315-1326.
- Michelan, T.S., Thomaz, S.M., Carvalho, P., Rodrigues, R.B., Silveira, J.M., 2010b. Regeneration and colonization of an invasive macrophyte grass in response to desiccation. *Nat. Conservação* 8, 133-139.

- Michelan, T.S., Thomaz, S.M., Bando, F.M., Bini, L.M., 2018. Competitive Effects Hinder the Recolonization of Native Species in Environments Densely Occupied by One Invasive Exotic Species. *Front. Plant Sci.* 9, 1-9.
- Moi, D.A., Alves, D.C., Figueiredo, B.R.S., Antiqueira, P.A.P., Mello, F.T., Jeppesen, E., Romero, G.Q., Mormul, R.P., Bonecker, C.C., 2021. Non-native fishes homogenize native fish communities and reduce ecosystem multifunctionality in tropical lakes over 16 years. *Sci Total Environ.* *In press.*
- Mollet, G., Pantel, J.H., Romanuk, T.N., 2017. The effects of invasive species on the decline in species richness. *Adv. Ecol. Res.* 56, 61–83.
- Mormul, R.P., Ferreira, F.A., Michelan, T.S., Carvalho, P. Silveira, M.J., Thomaz, S.M., 2010. Aquatic macrophytes in the large, sub-tropical Itaipu Reservoir, Brazil. *Rev. Biol. Trop.* 58, 1437-1451.
- Mormul, R.P., Thomaz, S.M., Takeda, A.M., Behrend, R.D., 2011. Structural complexity and distance from source habitat determine invertebrate abundance and diversity. *Biotropica* 43, 738-745.
- Morri, C., Montefalcone, M., Gatti, G., Vassallo, P., Paoli, C., Bianchi, C.N., 2019. An alien invader is the cause of homogenization in the recipient ecosystem: a simulation-like approach. *Diversity* 11, 146.
- Nonato, F.A.S., Michelan, T.S., Freitas, P.V., Maia, C., Montag, L.F.A., 2021. Heterogeneity of macrophyte banks affects the structure of fish communities in flooded habitats of the Amazon basin. *Aquatic ecology.*
- Olden, J.D., Poff, N.L., 2003. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *Am. Nat.* 162, 442–460.
- Olden, J.D., Poff, N.R., Douglas, M.R., Douglas, M.E., Fausch, K.D., 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends Ecol. Evol.* 19, 18-24.

- Olden, J.D., Comte, L., Giam, X., 2018. The Homogocene: a research prospectus for the study of biotic homogenisation. *NeoBiota* 37, 23-36.
- Ortega, J.C.G., Thomaz, S.M., Bini, L.M., 2018. Experiments reveal that environmental heterogeneity increases species richness, but they are rarely designed to detect the underlying mechanisms. *Oecologia* 188, 11–22.
- Pelicice, F.M., Thomaz, S.M., Agostinho, A.A., 2008. Simple relationships to predict attributes of fish assemblages in patches of submerged macrophytes. *Neotrop. Ichthyol.* 6, 543-550.
- Penha, J., Landeiro, V.L., Ortega, J.C.G., Mateus, L., 2017. Interchange between flooding and drying, and spatial connectivity control the fish metacommunity structure in lakes of the Pantanal wetland. *Hydrobiologia* 797, 115-126.
- Petsch, D.K., 2016. Causes and consequences of biotic homogenization in freshwater ecosystems. *Int. Rev. Hydrobiol.* 101, 113-122.
- Pieterse, A.H., Murphy, K.J., 1990. *Aquatic weeds: the ecology and management of nuisance aquatic vegetation*. Oxford University Press, Oxford.
- Pott, V.J., Pott, A., 2003. Dinâmica da vegetação aquática do Pantanal. In: Thomaz, S.M., Bini, M.L. (Eds.), *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Eduem, Maringá, pp. 145-162.
- R Development Core Team, 2019. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Rahel, F.J., 2002. Homogenization of freshwater faunas. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 33, 291–315.
- Scheffer, M., Szabo, S., Gagnani, A., van Nes, E. H., Rinaldi, S., Kautsky, N., Norberg, J., Roijackers, R.M.M., Franken, R.J.M., 2003. Floating plant dominance as a stable state. *PNAS* 100, 4040–4045.
- Schneider, B., Cunha, E.R., Marchese, M., Thomaz, S.M., 2018. Associations between macrophyte life forms and environmental and morphometric factors in a large sub-tropical floodplain. *Front. Plant Sci.* 9, 195.

- Sculthorpe, C.D., 1967. The biology of aquatic vascular plants. Edward Arnold. London 610 pp.
- Smart, S.M., Thompson, K., Marrs, R.H., Duc, M.G.M., Maskell, L.C., Firbank, L.G., 2006. Biotic homogenization and changes in species diversity across human-modified ecosystems. *P. Roy. Soc. B-Biol. Sci.* 273, 2659–2665.
- Stefani, F., Schiavon, A., Tirozzi, P., Gomarasca, S., Marziali, L., 2020. Functional response of fish communities in a multistressed freshwater world. *Sci. Total Environ.* 740, 139902.
- Strayer, D.L., 2010. Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biol.* 55, 152-174.
- Thomaz, S.M., Bini, L.M., 2003. *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*. Eduem, Maringá 341 pp.
- Thomaz, S.M., Carvalho, P., Mormul, R.P., Ferreira, F.A., Silveira, M.J., Michelin, T.S., 2009. Temporal trends and effects of diversity on occurrence of exotic macrophytes in a large reservoir. *Acta Oecol.* 35, 614-620.
- Thomaz, S.M., Cunha, E.R., 2010. The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: Methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnol. Bras.* 22, 218-236.
- Thomaz, S.M., Michelin, T.S., 2011. Associations between a highly invasive species and native macrophytes differ across spatial scales. *Biol. Invasions* 13, 1881-1891.
- Thomaz, S.M., Mormul, R.P., Michelin, T.S., 2015. Propagule pressure, invasibility of freshwater ecosystems by macrophytes and their ecological impacts: a review of tropical freshwater ecosystems. *Hydrobiologia* 746, 39–59.
- Van Kleunen, M., Dawson, W., Schlaepfer, D., Jeschke, J.M., Fischer, M., 2010. Are invaders different? A conceptual framework of comparative approaches for assessing determinants of invasiveness. *Ecol. Lett.* 13, 947-958.

- Villamagna, A.M., Murphy, B.R., 2010. Ecological and socio-economic impacts of invasive water hyacinth (*Eichhornia crassipes*): a review. *Freshwater Biol.* 55, 282–298.
- Walker, B.H., 1992. Biodiversity and Ecological Redundancy. *Conserv. Biol.* 6, 18-23.
- Zhang, Q., Dong, B., Li, H., & Liu, R., Luo, F., Zhang, M., Lei, G., Yu, F., 2012. Does light heterogeneity affect structure and biomass of submerged macrophyte communities?. *Bot. Stud.* 53, 377-385.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Considerando os impactos que espécies invasoras causam na estrutura das populações e comunidades, neste trabalho foi possível conhecer fatores que afetam a invasão por *Urochloa arrecta* e também o impacto que esta espécie causa em assembleias nativas a curto e longo prazo. Nesse contexto, os resultados mostraram que a ocorrência de distúrbios como eutrofização e redução de cobertura vegetal de macrófitas aquáticas potencializam o sucesso de estabelecimento de *U. arrecta* quando propágulos da espécie invasora chega em um ambiente concomitantemente com o propágulo de espécies nativas, como constatado para altura média de *U. arrecta*. Por outro lado, quando propágulos de espécies nativas chegam antecipadamente e se estabelecem, esse estabelecimento prévio (efeito de prioridade) diminui o sucesso de estabelecimento de *U. arrecta*, evidenciando que espécies nativas fornecem resistência à invasão. Portanto, embora a adição de nutrientes e a redução de cobertura vegetal possam favorecer o estabelecimento de *U. arrecta*, a presença de macrófitas nativas no local pode reduzir o sucesso de *U. arrecta*. Com o aumento do uso de fertilizantes e consequente aumento da carga de nutrientes nos ambientes aquáticos, além de constante redução de cobertura vegetal, espécies invasoras podem ter maior chance de se estabelecerem e causar impacto, principalmente se ambas espécies, nativas e invasoras, chegarem concomitantemente ao ambiente.

A partir dos nossos resultados também foi possível observar menor similaridade composicional de espécies em locais em que a espécie invasora *U. arrecta* estava presente comparado a locais em que ela estava ausente. Quando se observa dados a longo prazo, locais em que a *U. arrecta* estava presente tiveram uma diminuição da diversidade beta ao longo do tempo. Em ambas escalas, espacial e temporal, essa mudança no padrão de distribuição foi observada, tanto para as assembleias em geral quanto para os grupos funcionais das macrófitas, indicando a ocorrência de homogeneização biótica para esse grupo de plantas. Com isso, os resultados revelaram que a presença de *U. arrecta* está associada com maior similaridade entre

assembleias de macrófitas nativas no espaço e no tempo, devido à perda de algumas espécies raras, e a persistência de algumas poucas espécies que tem a capacidade de coocorrer com *U. arrecta*. Essa maior similaridade, reduz a heterogeneidade do ambiente e pode ter efeitos negativos para toda a comunidade associada as macrófitas aquáticas.

É importante salientar que *U. arrecta* está aumentando sua área de distribuição ao longo do tempo e tem colonizado ambientes em várias partes do país, principalmente aqueles sujeitos a intenso impacto antrópico. Os resultados do presente estudo sugerem que as assembleias de macrófitas com *U. arrecta* possuirão essa menor dissimilaridade espacial e temporal, o que pode ter efeitos deletérios não apenas para as assembleias de macrófitas, mas também para comunidades associadas como peixes e invertebrados aquáticos. Portanto, compreender os mecanismos que facilitam a invasão de *U. arrecta* e os efeitos do estabelecimento dessa espécie sobre as assembleias nativas são cruciais para possível prevenção, controle e manejo de espécies exóticas invasoras em ambientes aquáticos. Essa compreensão permite ainda o desenvolvimento de estratégias eficientes de conservação e manejo para a manutenção da biodiversidade nativa tanto de macrófitas aquáticas quanto de toda a comunidade ao entorno.