



**INSTITUTO LATINO-AMERICANO DE
CIÊNCIAS DA VIDA E DA NATUREZA**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO
EM BIODIVERSIDADE NEOTROPICAL**

**RIQUEZA DE ESPÉCIES COMO BARREIRA À DOMINÂNCIA DA INVASORA
HYDRILLA VERTICILLATA (L.F.) ROYLE**

LETÍCIA DA COSTA

Foz do Iguaçu
2024



**INSTITUTO LATINO-AMERICANO DE CIÊNCIAS
DA VIDA E DA NATUREZA**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO
EM BIODIVERSIDADE NEOTROPICAL**

**RIQUEZA DE ESPÉCIES COMO BARREIRA À DOMINÂNCIA DA INVASORA
HYDRILLA VERTICILLATA (L.F.) ROYLE**

LETÍCIA DA COSTA

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação Biodiversidade Neotropical, do Instituto Latino-Americano de Ciências da Vida e da Natureza, da Universidade Federal da Integração Latino-Americana, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Wagner Antônio Chiba de Castro

Coorientadora: Prof. Dra. Thaísa Sala Michelan

Foz do Iguaçu
2024

LETÍCIA DA COSTA

**RIQUEZA DE ESPÉCIES COMO BARREIRA À DOMINÂNCIA DA
INVASORA *HYDRILLA VERTICILLATA* (L.F.) ROYLE**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical, do Instituto Latino-Americano de Ciências da Vida e da Natureza, da Universidade Federal da Integração Latino-Americana, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

BANCA EXAMINADORA

Dr. Wagner Antônio Chiba de Castro
Orientador
UNILA

Dr. Roger Paulo Mormul
UEM

Dra. Dalva Maria da Silva Matos
UFSCAR

Foz do Iguaçu, 20 de Agosto de 2024.

Catálogo elaborado pelo Setor de Tratamento da Informação
Catálogo de Publicação na Fonte. UNILA - BIBLIOTECA LATINO-AMERICANA - CENTRAL

C838r

Costa, Leticia da.

Riqueza de espécies como barreira à dominância da invasora hydrilla
verticillata (L.F.) royle / Leticia da Costa. - Foz do Iguaçu, 2024.

50 fls.: il.

Universidade Federal da Integração Latino-Americana, Latin American
Institute of Life and Nature Sciences, Federal University of Latin American
Integration, Programa de Pós- Graduação em Biodiversidade Neotropical.

Orientador: Dr. Wagner Antônio Chiba de Castro.

Coorientador: Dra. Thaísa Sala Michelan.

1. Plantas aquáticas. 2. Plantas invasoras. 3. Plantas - Proteção. 4.
Competição (Biologia). 5. Macrófitas submersas. I. Castro, Wagner Antônio
Chiba de. II. Michelan, Thaísa Sala. III. Título.

Este trabalho é dedicado, com profunda saudade e gratidão, à minha amada avó, Silma Loreno da Costa (in memoriam). Foi um privilégio ser sua neta e aprender contigo sobre o verdadeiro valor da vida.



AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus por me guiar em cada etapa, pela força para superar os desafios deste período e por colocar no meu caminho pessoas incríveis que levarei para a vida toda.

A minha família, em especial minha irmã Aline Gabriela da Costa que esteve ao meu lado nos momentos mais difíceis.

As amigas Gisele Vaz, Priscila Yoshie, Kellem Brina, Lucélia Claro, Ivonete Borne e Juliana Ferreira, pelo constante encorajamento, apoio e paciência perante a minha ausência em algumas circunstâncias.

Aos Professores Oswaldo Hideo Ando Júnior e Leon Maximiliano Rodrigues, pelo incentivo para iniciar o mestrado. Suas palavras de encorajamento foram fundamentais para que eu tomasse a decisão de embarcar nesta importante etapa da minha vida acadêmica.

Agradeço aos meus orientadores Dra. Thaísa Sala Michelin e Dr. Wagner Antonio Chiba de Castro, que foram fundamentais na condução deste trabalho. Expresso a minha profunda gratidão pelo apoio, orientação e conhecimentos transmitidos ao longo desta jornada. Em especial agradeço ao professor Dr. Chiba, cuja dedicação e competência foram cruciais para o sucesso deste projeto. A sua didática, compreensão, paciência e carinho no desenvolvimento deste trabalho bem como a confiança depositada em mim foram inestimáveis, o êxito desta pesquisa se deve em grande parte ao vosso compromisso e empenho.

A todos os professores e secretário Celso Garcia Paula Junior do programa PPGBN pela dedicação.

A todos os amigos, técnicos da Itaipu, colegas e todos do Grupo Macrófitas do PPGECO da UFPA, em especial ao Denis Delvalle, Luiz Vieira, Diana da Mota Guedes, Francieli Bonfim e Rayssa Carmo.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES), pela Universidade Federal da Integração Latino Americana (UNILA) via editais Agenda Tríplice (nº137/2018/PRPPG) e PAIP (nº80/2019/PRPPG) e Itaipu Binacional.

***“Você nunca sabe que resultados virão da sua ação,
mas se você não fizer nada,
não existirão resultados.”
Mahatma Gandhi.***

Costa, Letícia da. **Riqueza de espécies como barreira à dominância da invasora *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle**. 2024. 48. Dissertação de mestrado do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Neotropical – Universidade Federal da Integração Latino-Americana, Foz do Iguaçu, 2024.

RESUMO

Comunidades com alta diversidade de espécies nativas tendem a ser menos susceptíveis ao estabelecimento de espécies invasoras, principalmente quando em estudos que testam seu impacto localmente. Dentre os mecanismos de invasividade, a alocação diferencial de recursos é uma estratégia importante para a adaptação e competitividade da invasora, influenciada por fatores ambientais e competição por recursos. O estudo investigou o impacto da competição entre macrófitas aquáticas submersas (MAS) nativas e a invasora *Hydrilla verticillata*, reconhecida por seu potencial invasor em ecossistemas aquáticos. Por meio de experimento com mesocosmos, explorando diferentes tipos e intensidades competitivas, nossos resultados revelaram que espécies nativas alteram o padrão de crescimento da *H. verticillata*. Sob competição interespecífica, a invasora privilegiou alocação de biomassa aquática em detrimento das estruturas subterrâneas de fixação e armazenamento. Nossos resultados contribuem na compreensão das interações entre espécies nativas e invasoras em ecossistemas aquáticos, evidenciando efeito da diversidade de espécies na invasibilidade dos ecossistemas. São necessários estudos futuros para explorar os efeitos da diminuição das estruturas radiculares na invasividade de plantas aquáticas submersas. Essas descobertas têm implicações importantes para o manejo e controle de espécies invasoras em ambientes aquáticos, fornecendo subsídios para o desenvolvimento de estratégias eficazes de manutenção desses ecossistemas.

Palavras-chave: Macrófitas submersas, exóticas invasoras, nativas como barreira, competição

Costa, Letícia da. **Species richness as a barrier to the dominance of the invasive *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle**. 2024. 48. Master's dissertation from the Postgraduate Program in Neotropical Biodiversity - Federal University of Latin American Integration, Foz do Iguaçu, 2024.

ABSTRACT

*Communities with high native species diversity tend to be less susceptible to the establishment of invasive species, particularly in studies that test their impact locally. Among the mechanisms of invasiveness, differential resource allocation is an important strategy for the adaptation and competitiveness of the invader, influenced by environmental factors and competition for resources. The study investigated the impact of competition between native submerged aquatic macrophytes (SAM) and the invasive *Hydrilla verticillata*, known for its invasive potential in aquatic ecosystems. Through a mesocosm experiment, exploring different types and intensities of competition, our results revealed that native species alter the growth pattern of *H. verticillata*. Under interspecific competition, the invader prioritized the allocation of aquatic biomass at the expense of underground structures for fixation and storage. Our results contribute to understanding the interactions between native and invasive species in aquatic ecosystems, highlighting the effect of species diversity on ecosystem invasibility. Future studies are needed to explore the effects of reduced root structures on the invasiveness of submerged aquatic plants. These findings have important implications for the management and control of invasive species in aquatic environments, providing support for the development of effective strategies to maintain these ecosystems.*

Keywords: *Submerged macrophytes, invasive exotics, natives as barriers, competition*

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	11
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	14
LISTA DE FIGURAS	24
CAPÍTULO I	25
Trade off da invasora <i>Hydrilla verticillata</i> (L.f.) Royle em resposta à barreira de espécies nativas	25
Introdução	25
Metodologia	28
Área de coleta	28
Processamento das plantas e mesocosmo	29
Coleta de dados	30
Análise de dados	31
Resultados	32
Biomassa global das macrófitas aquáticas submersas	32
Biomassa subterrânea das macrófitas aquáticas submersas	33
Biomassa aquática total das macrófitas	34
Incremento de biomassa de <i>H. verticillata</i>	34
Discussão	35
Agradecimentos	37
Referências bibliográficas	37
CONSIDERAÇÕES FINAIS	49

INTRODUÇÃO GERAL

As espécies invasoras representam uma preocupação crescente a nível global (Essi *et al.*, 2011; Rodríguez *et al.*, 2020), causando danos significativos à saúde pública e à economia, comprometendo a qualidade de vida e impactando negativamente os sistemas naturais (Simberloff, 2019; Roy *et al.*, 2024). As perdas econômicas e aos serviços ecossistêmicos causadas por invasões biológicas são semelhantes às de grandes desastres naturais, com aumento dos custos de invasão ao longo do tempo (Adelino *et al.*, 2021; Cuthbert *et al.*, 2022; Turbelin *et al.*, 2023). Apesar dos evidentes impactos negativos, tanto para a sociedade quanto para os ecossistemas, pesquisas na área de bioinvasão não acompanham a velocidade de introdução e disseminação de novas espécies (Franco *et al.*, 2024). Isso ressalta a necessidade de estudos para compreender melhor não somente os impactos, mas também os mecanismos de invasividade (Simberloff *et al.*, 2013; Meyerson *et al.*, 2019b; Xia *et al.*, 2023), incluindo introdução, crescimento, capacidade competitiva e dispersão (Gruntman & Segev, 2024). influenciando na biodiversidade e ecossistemas (Sage 2020; Peller e Altermatt 2024).

Devido a globalização, expansão de fronteiras agrícolas e mudanças climáticas, várias espécies exóticas vegetais deverão expandir suas distribuições, se tornando invasoras importantes na Europa, América do Norte e, principalmente, América do Sul, transformando a região em um dos principais hotspots de invasões (Meyerson *et al.*, 2019a). Esse aumento do número de novas espécies, levará à perda massiva da biodiversidade nativa e alterações profundas dos ecossistemas terrestres e aquáticos nas próximas décadas (Pyšek *et al.*, 2020). Para os ecossistemas limníticos, embora menos de 1% das 13.168 espécies de plantas exóticas estabelecidas sejam aquáticas, o número e a taxa de plantas aquáticas invasoras deve continuar crescendo até 2050 (Seebens *et al.*, 2023).

Nos ecossistemas lóticos e lênticos, as plantas ou macrófitas aquáticas habitam áreas que são periodicamente ou permanentemente inundadas, desempenhando um papel fundamental na organização dos ambientes e na sustentação da biota (Lacoul e Freedman, 2006). A diversidade, hábito e abundância dessas plantas tem papel estruturante nas funções e serviços prestados por estes ecossistemas (Wetzel, 2001; Rejmánková, 2011; Thomaz, 2023). Ademais, as condições ambientais são as principais responsáveis pela estruturação das comunidades de macrófitas (Junk *et al.*, 1989; Riera *et al.*, 2017; Schneider *et al.*, 2018). Mudanças na dinâmica física e química dos corpos d'água podem comprometer o equilíbrio destas comunidades, principalmente de plantas submersas,

aumentando a invasibilidade desses sistemas, facilitando a entrada e disseminação de espécies exóticas invasoras (Gallardo *et al.*, 2016; Wesselmann *et al.*, 2024).

A elevada biomassa promovida pela dominância de invasoras vegetais aquáticas (Bianchini Jr. *et al.*, 2010; Silveira & Thomaz, 2019) altera a estrutura vegetal e aumenta a quantidade de detritos nos reservatórios, modificando as condições do habitat (Dainez-Filho *et al.*, 2019). Em geral, os impactos negativos resultantes da alta biomassa de macrófitas submersas incluem: redução da concentração de oxigênio (Rose e Crumpton, 1996), alteração do potencial redox (Van der Putten *et al.*, 1997), mudanças nos ciclos biogeoquímicos, diminuição da diversidade vegetal (Meyerson *et al.*, 2000), efeitos negativos sobre espécies não vegetais (True-Meadows *et al.*, 2016), aumento da produtividade primária (Jordan *et al.*, 1990) e alterações nas relações tróficas (Batzer, 1998).

As hipóteses sobre a resistência a invasividade e invasibilidade das espécies exóticas permanecem inconclusivas devido à variedade de metodologias empregadas nas pesquisas e diferentes resultados para as espécies invasoras. Fatores abióticos têm se mostrado prioritários para o sucesso ou não das invasões biológicas, influenciando a interação dessas invasoras com as espécies nativas (Gilbert e Lechowicz, 2005; Zimmermann *et al.*, 2017; El-Barougy *et al.*, 2020; Vitti *et al.*, 2020; Cheng *et al.*, 2024). No entanto, existem cada vez mais estudos constatando que a diversidade das comunidades é relevante na diminuição da invasibilidade (Chiba *et al.*, 2023; Cheng *et al.*, 2024). O uso de barreiras formadas por plantas aquáticas nativas pode ser uma estratégia eficaz para controlar a invasão de espécies exóticas (Kennedy *et al.*, 2002; Fernandes *et al.*, 2013; Byun *et al.*, 2018; Leal *et al.*, 2022). Essas barreiras promovem interações diretas com as espécies invasoras, competindo por recursos essenciais como luz, nutrientes e espaço. Esse tipo de competição reduz as chances de estabelecimento e propagação das espécies invasoras (Gaertner *et al.*, 2014; Leal *et al.*, 2022). Comunidades nativas bem estabelecidas em ecossistemas naturais têm a capacidade de limitar significativamente a invasão de espécies exóticas através de mecanismos de resistência biológica. (Kennedy *et al.*, 2002; Leal *et al.*, 2022). Assim, a invasibilidade de um ecossistema aumentaria quando sua integridade biótica é comprometida (Hui *et al.*, 2016) e ambientes protegidos limitam o desenvolvimento e disseminação de espécies exóticas invasoras (Foxcroft *et al.*, 2011; Badano *et al.*, 2015). Portanto, a resistência biótica à invasão de comunidades de plantas nativas dependeria principalmente de três fatores: a abundância relativa das espécies nativas, seu desempenho de crescimento e a diversidade inerente dos ecossistemas (Kennedy *et al.*, 2002; Wang *et al.*, 2022a; Huang *et al.*, 2024).

Espécies invasoras são notoriamente adaptáveis e exibem elevada plasticidade fenotípica, o que lhes confere sucesso em uma variedade de ambientes e na interação com comunidades nativas (Gratani, 2014). Esse sucesso geralmente está relacionado a estratégias alternativas de alocação de biomassa, que resultam em trade-offs favoráveis à sua disseminação (Rathee *et al.*, 2021). Contudo, as comunidades nativas também demonstram capacidade de adaptação, melhorando a diversidade funcional em resposta à invasão (Wang *et al.*, 2022b). Apesar dessa adaptação, a relação entre a diversidade funcional das plantas e a resistência à invasão ainda não é totalmente compreendida. A questão central permanece em identificar qual fator — diversidade taxonômica e funcional das plantas, invasibilidade da comunidade, estabilidade da comunidade ou intensidade da invasão — tem o maior impacto na resistência à invasão (Wang *et al.*, 2021). Num geral, as variações nas características morfológicas e fisiológicas das plantas, resultantes de trade-offs, refletem escolhas adaptativas diante de estresses ambientais (Snell-Rood, 2013; Jia *et al.*, 2023). Em resposta às interações e adaptações filogenéticas e funcionais, as espécies invasoras frequentemente direcionam sua energia para crescimento e brotação para obter sucesso na competição com espécies nativas (Bora e Padial, 2023). Em algumas situações, espécies exóticas podem redirecionar seus recursos para crescimento e reprodução clonal, resultando no aumento do número de rametas e na diminuição da floração (Dostál, 2023). Esse trade-off, contribui para a maior capacidade de estabelecimento e proliferação das espécies invasoras em novas comunidades (Germain *et al.*, 2020; Huang *et al.*, 2024).

Reservatórios artificiais, frequentemente promovem alterações das condições bióticas e abióticas da água (Thomaz *et al.*, 2015), atuando como facilitadores para o sucesso dessas plantas invasoras (Havel *et al.*, 2015). Como resultado, a diversidade de plantas nativas tende a diminuir, levando a uma maior homogeneidade espacial e temporal (Bando *et al.*, 2022). Além disso, a superdominância de macrófitas submersas em reservatórios, pode impactar significativamente o funcionamento destes ecossistemas, colocando essas plantas entre as mais problemáticas (Santamaria, 2002; Thomaz *et al.*, 2015). Exemplos importantes incluem dois gêneros de espécies submersas da família Hydrocharitaceae, *Hydrilla* e *Egeria* (True-Meadows *et al.*, 2016).

A *Hydrilla verticillata*, é reconhecida como uma das invasoras aquáticas mais importantes do mundo (Simberloff e Rejmánek, 2011). No Brasil, seu primeiro registro consta de 2005, sendo encontrada com frequência nos reservatórios do país (Thomaz *et al.*, 2009; Mormul *et al.*, 2010). Nativa da Ásia, a *Hydrilla verticillata* é uma espécie de macrófita submersa enraizada encontrada em ambientes com águas oligotróficas a

eutróficas, com tolerância a ambientes alcalinos. Crescem e se espalham rapidamente principalmente por fragmentos de caule que se fixam ao substrato desenvolvendo raízes adventícias finas com tubérculos presentes (Cook e Lüönd 1982). Raramente flores e frutos são observados e possuem folhas acentuadamente dentadas e com presença de um pequeno espinho abaxial (Tippery 2023).

Egeria najas Planch e *Egeria densa* Planch são espécies vegetais submersas nativas do Brasil. Frequentemente confundidas com a espécie invasora *H. verticillata*, são as nativas que mais causam impactos devido ao crescimento excessivo no reservatório (Mormul *et al.*, 2010). Possuem raízes simples adventícias (Cook e Urmi-König, 1984) e respondem negativamente às perturbações no reservatório durante períodos de seca (Gubiani *et al.*, 2017). *E. densa* tem uma maior necessidade de luz e é mais afetada pela turbidez da água, enquanto *E. najas* demonstra maior tolerância e se desenvolve melhor no reservatório (Bini e Thomaz, 2005; Florêncio *et al.*, 2024).

Neste estudo, foram realizados experimentos em mesocosmo, uma abordagem caracterizada por seu controle espacial em pequena escala e variações controladas. A metodologia de mesocosmo é uma alternativa amplamente utilizada para pesquisas envolvendo espécies em ecossistemas aquáticos, permitindo o controle de fatores como o tamanho do espaço e condições ambientais, embora ainda haja interferências semelhantes às encontradas em campo (Thomaz, 2002; Thiébaud, 2023; Wang *et al.*, 2024; Xia *et al.*, 2024; Zhang *et al.*, 2024; Huang *et al.*, 2024). Essa abordagem facilita o estudo de interações complexas entre espécies em um ambiente controlado, mas que simula condições naturais (Netherland e Getsinger, 2018; Ricklefs, 2011). Submetemos as espécies nativas de macrófitas submersas enraizadas, *E. najas* e *E. densa*, à competição intraespecífica e interespecífica com a macrófita exótica invasora *H. verticillata*. O objetivo foi entender como a invasora se desenvolve na presença da barreira formada pelas espécies nativas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adelino, J. R. P., Heringer, G., Diagne, C., Courchamp, F., Faria, L. D. B., Zenni, R. D. 2021. The economic costs of biological invasions in Brazil: A first assessment. *NeoBiota*, 67, 349–374. <https://doi.org/10.3897/neobiota.67.59185>
- Badano, E.I., Bustamante, R.O., Villarroel, E., Marquet, P.A. and Cavieres, L.A. 2015. Facilitation by nurse plants regulates community invasibility in harsh environments. *J Veg Sci*, 26: 756-767. <https://doi.org/10.1111/jvs.12274>

- Batzer D.P. 1998. Trophic interactions among detritus, benthic midges, and predatory fish in a freshwater marsh. *Ecology* 79:1688–1698.
- Bebber, R. A. 2022. O reservatório de Itaipu Binacional: Uma análise do impacto econômico causado aos municípios paranaenses afetados territorialmente (1983–2020).
- Bianchini Jr I, Cunha-Santino MB, Milan JAM, Rodrigues CJ, Dias JHP. 2010. Growth of *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle under controlled conditions. *Hydrobiologia* 644: 301-312.
- Bini, L. M., Thomaz, S. M. 2005. Prediction of *Egeria najas* and *Egeria densa* occurrence in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil-Paraguay). *Aquatic Botany*, Volume 83, Issue 3, Pages 227-238, ISSN 0304-3770. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.06.010>.
- Byun, C., de Blois, S., Brisson, J. 2018. Management of invasive plants through ecological resistance. *Biological Invasions*, 20(1), 13-27. doi:10.1007/s10530-017-1511-1.
- Bora, L. S., Padial, A. A. 2023. A global review on invasive traits of macrophytes and their link to invasion success. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 35, <https://doi.org/10.1590/S2179-975X4222>
- Cheng, C., Liu, Z., Zhang, Q., Tian, X., Ju, R., Li, B. van Kleunen, M., Chase, J.M., Wu, J. 2024. Genotype diversity enhances invasion resistance of native plants via soil biotic feedbacks. *Ecology Letters*, 27, e14384. <https://doi.org/10.1111/ele.14384>
- Chiba de Castro, W.A.; de Oliveira Vaz, G.C.; Silva Matos, D.M.d.; Vale, A.H.; Bueno, A.C.P.; Fagundes, L.F.G.; Costa, L.d.; Bonugli Santos, R.C. 2023. The Invasive *Tradescantia zebrina* Affects Litter Decomposition, but It Does Not Change the Lignocellulolytic Fungal Community in the Atlantic Forest, Brazil. *Plants* 12, 2162. <https://doi.org/10.3390/plants12112162>
- Cook, C.D.K. Lüönd, R. 1982. A revision of the genus *Hydrocharis* (hydrocharitaceae). *Aquat. Bot.*, 14 (1982), pp. 177-204, 10.1016/0304-3770(82)90097-3
- Cook, C. D. K. & K. Urmi-König, 1984. A revision of the genus *Egeria* (Hydrocharitaceae). *Aquatic Botany* 19: 73–96. 1984.
- Cuthbert, R. N., Diagne, C., Hudgins, E. J., Turbelin, A., Ahmed, D. A., Albert, C., Bodey, T. W., Briski, E., Essl, F., Haubrock, P. J., Gozlan, R. E., Kirichenko, N., Kourantidou, M., Kramer, A. M., & Courchamp, F. 2022. Biological invasion costs reveal insufficient proactive management worldwide. *Science of the Total Environment*, 819, 153404. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153404>
- Dainez-Filho M.S, Michelan T.S, Louback-Franco N, Souza D.S, Cafofo E.G, Thomaz S.M. 2019. Role of sediment structuring by detritus on colonization and interspecific competition of one native and one invasive submerged macrophyte. *Hydrobiologia* 843:63-74.
- Dostál, P. 2023. Reproductive strategies of native plant populations altered by a plant

- invasion. *Functional Ecology*, 37, 2500–2510. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14399>
- El-Barougy, R., J. S. MacIvor, C. A. Arnillas, R. M. Nada, A.-H. A. Khedr, and M. W. Cadotte. 2020. Richness, phylogenetic diversity, and abundance all have positive effects on invader performance in an arid ecosystem. *Ecosphere* 11(2):e03045. [10.1002/ecs2.3045](https://doi.org/10.1002/ecs2.3045)
- Essl F, Dullinger S, Rabitsch W, Hulme P.E, Hülber K, Jarošík V, Kleinbauer I, Krausmann F, Kühn I, Nentwig W, Vilà M, Genovesi P, Gherardi F, Desprez-Loustau M.L, Roques A, Pyšek P. 2011. Socioeconomic legacy yields an invasion debt. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 4;108(1):203-7. doi: [10.1073/pnas.1011728108](https://doi.org/10.1073/pnas.1011728108).
- Erazo M, García-Díaz P, Langdon B, Mustin K, Cava M, Damasceno G, Huerta M.F, Linardaki E, Moyano J, Montti L, Powell P.A, Bodey T.W, Burslem D.F.R.P, Fasola L, Fidelis A, Lambin X, Marinaro S, Pauchard A, Phimister E, Raffo E, Rodríguez-Jorquera I, Roesler I, Tomasevic J.A, Pizarro J.C. 2024. Stakeholder mapping to support invasive non-native species management in South America. *NeoBiota* 93: 293-319. <https://doi.org/10.3897/neobiota.93.121386>
- Facco, D. S., Guasselli, L. A., Ruiz, L. F. C., Simioni, J. P. D., Dick, D. G. 2021. Spectral Reflectance in the Spatial-temporal Dynamic of Turbidity, Itaipu Reservoir, Brazil. *Anuário do Instituto de Geociências*, v. 44, 41228. https://doi.org/10.11137/1982-3908_2021_44_41228
- 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 Limnologica Brasiliensia*, 25(2), 202–209.
- Florêncio, F. M., Silveira, M. J., Thomaz, S. M. 2021. Niche differentiation between a native and an invasive species of submersed macrophyte in a subtropical reservoir. *Acta Botanica Brasilica* - 35(1): 132-139. doi: [10.1590/0102-33062020abb0330](https://doi.org/10.1590/0102-33062020abb0330)
- Florêncio, F.M., Rosado, A., Leal, R.P. Vecchia A. D. 2024. Unexpected coexistence of a native and an invasive macrophyte: a functional versus environmental niche perspective. *Hydrobiologia*. <https://doi.org/10.1007/s10750-024-05606-2>
- Franco, A. C. S., da Rocha, R. M., Pivello, V. R., Magalhães, A. L. B., de Castro, C. F., da Cruz Neto, C. C., da Silva Matos, D. M., Brown, G. G., Heringer, G., Saulino, H. H. L., Oliveira, I., Braga, R. R., Miranda, R. J., Mormul, R. P., & Vitule, J. R. S. 2024. Dataset of the impacts of invasive alien species in Brazil. *Ecological Research*, 39(3), 380–390. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12452>
- Foxcroft, L.C., Jarošík, V., Pyšek, P., Richardson, D.M. and Rouget, M. 2011. Protected-Area Boundaries as Filters of Plant Invasions. *Conservation Biology*, 25: 400-405. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01617.x>

- Gaertner, M., Biggs, R., Te Beest, M., Hui, C., Molofsky, J., Richardson, D. M. 2014. Invasive plants as drivers of regime shifts: identifying high-priority invaders that alter feedback relationships. *Diversity and Distributions*, 20(7), 733-744. doi:10.1111/ddi.12182.
- Gallardo, B., Clavero, M., Sánchez, M. I., & Vilà, M. 2016. Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Global Change Biology*, 22, 151–163. <https://doi.org/10.1111/gcb.13004>
- Germain, R.M., Srivastava, D. & Angert, A.L. 2020. Evolution of an inferior competitor increases resistance to biological invasion. *Nat Ecol Evol* 4, 419–425. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1105-x>
- Gilbert, B. and Lechowicz, M.J. 2005. Invasibility and abiotic gradients: the positive correlation between native and exotic plant diversity. *Ecology*, 86: 1848-1855. <https://doi.org/10.1890/04-09997>
- Gratani, Loretta. 2014. Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors, *Advances in Botany*, 208747, 7 pages, <https://doi.org/10.1155/2014/208747>
- Groom, Q., Strubbe, D., Adriaens, T., Davis, A. J., Desmet, P., Oldoni, D., Reyserhove, L., Roy, H. E. & Vanderhoeven, S. 2019. Empowering citizens to inform decision-making as a way forward to support invasive alien species policy. *Citizen Science: Theory and Practice* 4, 33. <https://doi.org/10.5334/cstp.238>
- Gruntman M., Segev U. 2024. Effect of residence time on trait evolution in invasive plants: review and meta-analysis. *NeoBiota* 91: 99–124. <https://doi.org/10.3897/neobiota.91.109251>
- Gubiani, E. A., Thomaz, S. M., Bini, L. M., Piana, P. A. 2017. Metapopulation models predict the temporal response of two macrophytes to drought in a subtropical water reservoir, *Ecological Engineering*, Volume 100, Pages 1-7, ISSN 0925-8574, <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2016.11.067>.
- Havel, JE, Kovalenko, KE, Thomaz, SM et al. 2015. Aquatic invasive species: challenges for the future. *Hydrobiologia* 750, 147–170. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2166-0>
- Havel, J. E., Eunmi Lee, C., Vander Zanden, J.M. 2005. Do Reservoirs Facilitate Invasions into Landscapes? *BioScience* , Volume 55, Edição 6, Páginas 518–525, [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0518:DRFILL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0518:DRFILL]2.0.CO;2)
- Huang Ru, Oduor Ayub M. O., Yan Yimin, Yu Weicheng, Chao Chuanxin, Dong Lei, Jin Shaofei, Li Feng. 2024. Nutrient enrichment, propagule pressure, and herbivory interactively influence the competitive ability of an invasive alien macrophyte *Myriophyllum aquaticum*. *Frontiers in Plant Science*. V15. DOI=10.3389/fpls.2024.1411767
- Hulme, PE, Bacher, S., Kenis, M., Klotz, S., Kühn, I., Minchin, D., Nentwig, W., Olenin, S.,

- Panov, V., Pergl, J., Pyšek, P., Roques, A., Sol, D., Solarz, W. e Vilà, M. 2008. Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *Journal of Applied Ecology*, 45: 403-414. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01442.x>
- Jia, H., Yu, H., Li, J., Qi, J., Zhu, Z., Hu, C. 2023. Trade-off of abiotic stress response in floating macrophytes as affected by nanoplastic enrichment, *Journal of Hazardous Materials*, Volume 451, 131140, ISSN 0304-3894, <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2023.131140>.
- Junk, W. J., Bayley, P. B., and Sparks, R. E. 1989. The flood pulse concept in river floodplain systems. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 106, 110–127.
- Keane, R.M., Crawley, M.J. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*. 17: 164-70. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02499-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02499-0)
- 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(6889), 636–638.
- Lacoul, P, Freedman, B. 2006. Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. *Environ. Rev.* 14: 89–136.
- Leal, R. P., Silveira, M. J., Petsch, D. K., Mormul, R. P., Thomaz, S. M. 2022. The success of an invasive Poaceae explained by drought resilience but not by higher competitive ability. *Environmental and Experimental Botany*, Volume 194, 104717, ISSN 0098-8472, <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104717>.
- Liu, Xuan, Wei Huang, Yanjie Liu, and Aibin Zhan. 2024. Perspectives of Invasive Alien Species Management in China. *Ecological Applications* 34(1): e2926. <https://doi.org/10.1002/eap.2926>
- Meyerson, LA., Saltonstall, K., Windham, L., Kiviat, E., Findlay, S. 2000. A comparison of *Phragmites australis* in freshwater and brackish marsh environments in North America. *Wetlands Ecology and Management*, vol.8, p.89-103.
- Meyerson, L. A., Carlton, J. T., Simberloff, D., Lodge, D. M. 2019a. The Growing of biological invasions. *Frontiers in Ecology and the Environment*, ISSN: 1540-9309, Vol: 17, Issue: 4, Page: 191-null. <https://doi.org/10.1002/fee.2036>
- Meyerson, L. A., D. Simberloff, L. Boardman, J. L. Lockwood. 2019b. Toward “Rules” for Studying Biological Invasions. *BullEcol Soc Am* 100(4):e01607. <https://doi.org/10.1002/bes2.1607>
- 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. *Revista De Biología Tropical*, 58(4), 1437–1452. <https://doi.org/10.15517/rbt.v58i4.5422>
- Netherland, M. D. Getsinger, K. D. 2018. Scaling studies for submersed aquatic plant management research. *J. Aquat. Plant Manage.* 56s: 10–16.

- Peller, T., Altermatt, F. 2024. Invasive species drive cross-ecosystem effects worldwide. *Nat Ecol Evol* 8, 1087–1097. <https://doi.org/10.1038/s41559-024-02380-1>
- Pulzatto, M. M., Cunha, E. R., Dainez-Filho, M. S., Thomaz, S. M. 2019. Association Between the Success of an Invasive Macrophyte, Environmental Variables and Abundance of a Competing Native Macrophyte. *Frontiers in Plant Science*, 10. DOI: 10.3389/fpls.2019.00514.
- 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. and Richardson, D.M. 2020. Scientists' warning on invasive alien species. *Biol Rev*, 95: 1511-1534. <https://doi.org/10.1111/brv.12627>
- Rathee, S., Ahmad, M., Sharma, P., Singh, H. P., Batish, D. R., Kaur, S., Kaur, A., Yadav, S. S., Kohli, R. K. 2021. Biomass allocation and phenotypic plasticity are key elements of successful invasion of *Parthenium hysterophorus* at high elevation. *Environmental and Experimental Botany*. Volume 184, 104392, ISSN 0098-8472, <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104392>.
- Rejmánková, E. 2011. The role of macrophytes in wetland ecosystems. *Journal of Ecology and Environment*, 34, 333–345. <https://doi-org.ez350.periodicos.capes.gov.br/10.5141/JEF>
- Rodríguez, J., Cordero-Rivera, A., González, L. 2020. Plantas invasoras que favorecen las plagas de insectos. *Investigación y ciencia*, ISSN 0210-136X, Nº 523, 2020, págs. 48-49.
- Roy, H.E., Pauchard, A., Stoett, P.J., Renard Truong, T., Meyerson, L.A., Bacher, S., Galil, B.S., Hulme, P.E., Ikeda, T., Kavileveettil, S. and McGeoch, M.A., 2024. Curbing the major and growing threats from invasive alien species is urgent and achievable. *Nature ecology & evolution*, pp.1-8.
- Ricklefs, Robert E. 2011. *A economia da natureza*. Sexta edição. Rio de Janeiro. Editora Guanabara Koogan, p. 14.
- Riera, J. L., Ballesteros, E., Pulido, C., Chappuis, E., and Gacia, E. 2017. Recovery of submersed vegetation in a high mountain oligotrophic soft-water lake over two decades after impoundment. *Hydrobiologia* 794, 139–151. doi: 10.1007/s10750-017 3087-5
- Rose, C., Crumpton, WG., 1996. Effects of emergent macrophytes on dissolved oxygen dynamics in a prairie pothole wetland. *Wetlands*, vol.16, p.495-502.
- Sage R.F. 2020. *Global change biology: A primer*. *Glob Change Biol*. 26: 3–30. <https://doi.org/10.1111/gcb.14893>

- Santamaria, L. 2002. Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment. *Acta Oecol.* 23:137–154. [http://dx.doi.org/10.1016/S1146-609X\(02\)01146-3](http://dx.doi.org/10.1016/S1146-609X(02)01146-3)
- Schneider, B., Cunha, E. R., Marchese, M., and Thomaz, S. M. 2015. Explanatory variables associated with diversity and composition of aquatic macrophytes in a large subtropical river floodplain. *10.1016/j.aquabot.2014.11.003*
- Seebens, H., Meyerson, L. A., Rahlo, S. J., Lenzner, B., Tricarico, E., Aleksanyan, A., Courchamp, F., Keskin, E., Saeedi, H., Tawake, A., and Pyšek, P. 2023. Chapter 2: Trends and status of alien and invasive alien species. In: *Thematic Assessment Report on Invasive Alien Species and their Control of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. Roy, H. E., Pauchard, A., Stoett, P., and Renard Truong, T. (eds.). IPBES secretariat, Bonn, Germany. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7430725> Available at: <https://doi.org/10.5281/zenodo.7430725>
- Silveira, M.J., Alves, D.C. and Thomaz, S.M. 2018. Effects of the density of the invasive macrophyte *Hydrilla verticillata* and root competition on growth of one native macrophyte in different sediment fertilities. *Ecol. Res.*, 33: 927-934. <https://doi.org/10.1007/s11284-018-1602-4>
- Silveira MJ, Thomaz SM. 2019. Interspecific associations between *Hydrilla verticillata* and three dominant native genera of submerged macrophytes are taxa dependent. *Aquatic Sciences* 81:21.
- Simberloff D. Rejmánek M. 2011. *Encyclopedia of Biological Invasions*. University of California Press. Pages: 792, ISBN: 9780520264212.
- Simberloff, D., Martin, J. L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., Pyšek, P., Sousa, R., Tabacchi, E., Vilà, M. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward, *Trends in Ecology & Evolution*, Volume 28, Issue 1, Pages 58-66, ISSN 0169-5347, <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>
- Simberloff, D. 2019. New Zealand as a leader in conservation practice and invasion management. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 49(3), 259–280. <https://doi.org/ez350.periodicos.capes.gov.br/10.1080/03036758.2019.1652193>
- Snell-Rood, E. C., 2013. An overview of the evolutionary causes and consequences of behavioural plasticity. – *Anim. Behav.* 85: 1004–1011. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.12.031>

- Tippery, N. P. 2023. Subspecies classification of *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae). *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 17(2), 401–412. <https://doi.org/10.17348/jbrit.v17.i2.1319>
- Thomaz, S. M. 2023. Ecosystem services provided by freshwater macrophytes. *Hydrobiologia*, 850, 2757–2777. <https://doi-org.ez350.periodicos.capes.gov.br/10.1007/s10750-021-04739-y>
- Thomaz, S.M., Souza, D.C. & Bini, L.M. 2003. Species richness and beta diversity of aquatic macrophytes in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil): the influence of limnology and morphometry. *Hydrobiologia* 505, 119–128. <https://doi-org.ez350.periodicos.capes.gov.br/10.1023/B:HYDR.0000007300.78143.e1>
- 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(1):39-59 <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2044-9>
- Thomaz S.M, Carvalho P, Mormul R.P, Ferreira F.A, Silveira M.J e Michelan T.S. 2009. Temporal trends and effects of diversity on occurrence of exotic macrophytes in a large reservoir. *Acta Oecologica* 35: 614-620. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2009.05.008>
- Thomaz, S. M. 2002. Ecological factors associated to aquatic macrophyte colonization and growth and management challenges. *Planta Daninha* 20: 21–33.
- Thiébaud, G. 2004. Impact of Mechanical Removal on the Regeneration and Colonization Abilities of the Alien Aquatic Macrophyte *Egeria densa*. *Life* 2023, 13. <https://doi.org/10.3390/life13102004>
- True-Meadows S, Haug EJ, Richardson RJ. 2016. Monoecious hydrilla—A review of the literature. *Journal of Aquatic Plant Management* 54:1–11.
- Turbelin, A. J., Cuthbert, R. N., Essl, F., Haubrock, P. J., Ricciardi, A., Courchamp, F. 2023. Biological invasions are as costly as natural hazards. *Perspectives in ecology and conservation*. Vol. 21. Issue 2. Pages 143-150. DOI: 10.1016/j.pecon.2023.03.002
- Van Der Putten, WH., Peters, BAM., Van Den Berg, RS. 1997. Effects of litter on substrate conditions and growth of emergent macrophytes. *New Phytologist*, vol.135, p.527-537.
- van Kleunen, M., Xu, X., Yang, Q., Maurel, N., Zhang, Z., Dawson, W., Essl, F., Kreft, H., Pergl, J., Pyšek, P., Weigelt, P., Moser, D., Lenzner, B., Fristoe, TS. 2020. Economic use of plants is key to their naturalization success. *Nature Communications*. 11 (1), 3201. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-16982-3>
- Vitti, S., Pellegrini, E., Casolo, V., Trotta, G., Boscutti, F. 2020. Contrasting responses of native and alien plant species to soil properties shed new light on the invasion of dune systems. *Journal of Plant Ecology*, Volume 13, Issue 6, December, Pages 667–

- 675, <https://doi.org/10.1093/jpe/rtaa052>
- Wang, C., Youli Yu, Huiyuan Cheng, Daolin Du. 2022a. Which factor contributes most to the invasion resistance of native plant communities under the co-invasion of two invasive plant species?, *Science of The Total Environment*, Volume 813, 152628, ISSN 0048-9697, <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.152628>.
- Wang, C. Huiyuan Cheng, Bingde Wu, Kun Jiang, Shu Wang, Mei Wei, Daolin Du. 2021. The functional diversity of native ecosystems increases during the major invasion by the invasive alien species, *Conyza canadensis*. *Ecological Engineering*. Volume 159, 106093, ISSN 0925-8574, <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2020.106093>.
- Wang, H., Xiaolin Zhang, Hang Shan, Chaochao Lv, Wenjing Ren, Zihao Wen, Yuqing Tian, Benjamin Weigel, Leyi Ni, Te Cao. 2022b. Biodiversity buffers the impact of eutrophication on ecosystem functioning of submerged macrophytes on the Yunnan-Guizhou Plateau, Southwest China. *Environmental Pollution*, Volume 314, 120210, ISSN 0269-7491, <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022b.120210>.
- Wang N, Luo C, Wu X, Chen L, Ge X, Huang C, Lin X, Zhu S. 2024. Effects of water temperature on growth of invasive *Myriophyllum aquaticum* species. *Aquatic Invasions* 19(2): 153-167. <https://doi.org/10.3391/ai.2024.19.2.124920>
- Wetzel R.G. 2001. *Limnology: Lake and River ecosystems*. 3 ed. Academic Press, Philadelphia.
- Wesselmann, M., Hendriks, I.E., Johnson, M., Jordà, G., Mineur, F., Marbà, N. 2024. Increasing spread rates of tropical non-native macrophytes in the Mediterranean Sea. *Global Change Biology*, 30, e17249. <https://doi.org/10.1111/gcb.17249>
- Xia, Zhiqiang, Junnong Gu, Ying Wen, Xinkai Cao, Yangchun Gao, Shiguo Li, G. Douglas Haffner, Hugh J. MacIsaac, and Aibin Zhan. 2023. "eDNA-Based Detection Reveals Invasion Risks of a Biofouling Bivalve in the World's Largest Water Diversion Project." *Ecological Applications* 34(1): e2826. <https://doi.org/10.1002/eap.2826>
- Xia, Manli, Yan Chen, Yimeng Chen, et al. 2024. Mechanism of rapid adaptive responses of macrophytes *Vallisneria denseserrulata* (Makino) to varying visible light transmittance: A mesocosm study. *Authorea*. May 11. DOI: 10.22541/au.171541663.35346900/v1
- Zhang, X., Wei Zhen, Suzhen Cui, Sen Wang, Weiqi Chen, Qiong Zhou, Erik Jeppesen, Zhengwen Liu. 2024. The effects of different doses of lanthanum-modified bentonite in combination with a submerged macrophyte (*Vallisneria denseserrulata*) on phosphorus inactivation and macrophyte growth: A mesocosm study, *Journal of Environmental*

Management, Volume 352, 120053, ISSN 0301-4797,
<https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2024.120053>.

Zimmermann, T.G., Andrade, A.C.S. & Richardson, D.M. 2017. Abiotic barriers limit tree invasion but do not hamper native shrub recruitment in invaded stands. *Biol Invasions* 19, 109–129. <https://doi-org.ez350.periodicos.capes.gov.br/10.1007/s10530-016-1267-2>

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – Área de coleta no Reservatório de Itaipu localizado na bacia do Rio Paraná. Os pontos marcados são o braço Passo Cuê (A) e braço São João (B), onde foram coletadas a exótica invasora *Hydrilla verticillata* e as espécies nativas *E. najas* e *E. densa*.....35
- Figura 2** – Mesocosmos em tanques de 500L. A) Macrófitas recém-plantadas. B) Macrófitas após cinco meses. C) Forma de sombreamento 50%.....37
- Figura 3** – Remoção e lavagem de biomassa das raízes.....38
- Figura 4** – Biomassa aquática separada por espécie e lavada para ir a estufa, após retirada da estufa a biomassa foi pesada.....38
- Figura 5** – Biomassa global média (aquática + subterrânea) das MAS ao final do experimento nos diferentes tratamentos competitivos. T1= controle com crescimento de *H. verticillata* apenas; T2= tratamento intermediário, com crescimento de *H. verticillata* e *E. najas*; T3= tratamento avançado, com crescimento de *H. verticillata*, *E. najas* e *E. densa*...40
- Figura 6** – Biomassa subterrânea média das MAS ao final do experimento nos diferentes tratamentos competitivos. T1= controle com crescimento de *H. verticillata* apenas; T2= tratamento intermediário, com crescimento de *H. verticillata* e *E. najas*; T3= tratamento avançado, com crescimento de *H. verticillata*, *E. najas* e *E. densa*. Letras diferentes representam diferenças significativas entre os valores de biomassa média, de acordo com GLM.....40
- Figura 7** – Biomassa aquática média das MAS ao final do experimento nos diferentes tratamentos competitivos. T1= controle com crescimento de *H. verticillata* apenas; T2= tratamento intermediário, com crescimento de *H. verticillata* e *E. najas*; T3= tratamento avançado, com crescimento de *H. verticillata*, *E. najas* e *E. densa*. Letras diferentes representam diferenças significativas entre os valores de biomassa média, de acordo com GLM.....41
- Figura 8** – Incremento de biomassa (em porcentagem) de *H. verticillata* ao final do experimento nos diferentes tratamentos competitivos. T1= controle com crescimento de *H. verticillata* apenas; T2= tratamento intermediário, com crescimento de *H. verticillata* e *E. najas*; T3= tratamento avançado, com crescimento de *H. verticillata*, *E. najas* e *E. densa*. Letras diferentes representam diferenças significativas entre os valores de biomassa média, de acordo com GLM.....42

CAPÍTULO I

TRADE OFF DA INVASORA *HYDRILLA VERTICILLATA* (L.F.) ROYLE EM RESPOSTA À BARREIRA DE ESPÉCIES NATIVAS

INTRODUÇÃO

Macrófitas aquáticas são organismos estruturantes de ambientes lóticos e lênticos (Trindade *et al.*, 2018; Paz Cardozo *et al.*, 2021). Promovem a heterogeneidade de habitats aquáticos, influenciando relações interespecíficas e intraespecíficas (Agostinho *et al.*, 2007; Deosti *et al.*, 2021; Paz Cardozo *et al.*, 2021), sustentando a diversidade em ecossistemas naturais e artificiais (Sousa, 2011), e beneficiando o fornecimento de serviços ecossistêmicos (Thomaz, 2023). Quando em excesso, podem trazer prejuízos ambientais (Akhurst *et al.*, 2017; Moi *et al.*, 2021), interagindo com as alterações climáticas (Luo *et al.*, 2023), ocasionando perda de biodiversidade (Gallardo *et al.*, 2016), eutrofização (Berthold *et al.*, 2018), prejuízos econômicos como na pesca (Ongore *et al.*, 2018) e atividades recreativas (Coladello *et al.*, 2020), assim como prejuízos aos próprios serviços ecossistêmicos que participam (Malinich *et al.*, 2017; O'Hare 2017; Divíšek *et al.*, 2018; Taillardat *et al.*, 2020). Em muitos casos, esta dominância das macrófitas aquáticas está relacionada ao represamento por barragens hidroelétricas, causando impactos ambientais e desestruturando o ecossistema aquático, (Benítez-Mora e Camargo 2014; Han *et al.*, 2018; Machado *et al.*, 2021) podendo beneficiar processos de invasões biológicas (Johnson *et al.*, 2008; Thomson *et al.*, 2021; Salgado *et al.*, 2023). Em ambientes lênticos receptores, cuja conformação de fatores bióticos e abióticos sejam favoráveis para seu estabelecimento (Pulzatto *et al.*, 2019), espécies exóticas podem apresentar rápido crescimento vegetativo e disseminação (Coughlan *et al.*, 2018), promovendo mudanças no habitat por meio de alterações nos parâmetros físico-químicos (Wood *et al.*, 2016; Dainez-Filho *et al.*, 2019) e nas interações bióticas (Mormul *et al.*, 2010a; Pinero-Rodríguez *et al.*, 2021), alterando a composição de espécies (Gentilin-Avanci *et al.*, 2020).

Num geral, comunidades que apresentam diversidade de espécies nativas, são menos susceptíveis ao estabelecimento de invasoras formando uma barreira de resistência para essas plantas (Kennedy *et al.*, 2002; Fernandes *et al.*, 2013; Leal *et al.*, 2022), mas ainda com resultados inconclusivos e com efeitos conflitantes (Kennedy *et al.*, 2002;

Petruzzella *et al.*, 2018) , não está claro sobre esta resistência, seguindo diferentes resultados conforme diferentes mudanças ambientais (Cheng *et al.*, 2024) e como essas espécies interagem (Vitti *et al.*, 2020).

Experimentos sugerem que a baixa diversidade filogenética de nativas facilita maior ocorrência de exóticas, assim como exóticas mais próximas filogeneticamente de nativas são potencialmente mais invasivas (Lososová *et al.*, 2015; Quian *et al.*, 2022) e quando a invasora é semelhante funcionalmente, tornar-se-ia uma naturalizada aceita à uma comunidade (Qian, 2023). Desta forma, para o sucesso de uma invasão vegetal, a exótica precisaria ser diferente das nativas funcionalmente, mas dentro de uma amplitude de diferença que ainda permita seu estabelecimento e coexistência (Divíšek *et al.*, 2018). Por outro lado, outros estudos enfatizam que tanto as semelhanças, quanto as diferenças, podem ser determinantes para o sucesso da planta invasora (Dick *et al.*, 2017; Hulme e Bernard-Verdier, 2017). Ademais, ainda existem inconclusões acerca da abundância e riqueza como barreira (Kennedy *et al.*, 2002; Petruzzella *et al.*, 2018), da fração do efeito devido a fatores abióticos (Cheng *et al.*, 2024) ou ainda os padrões de desenvolvimento das espécies envolvidas (Vitti *et al.*, 2020).

Segundo Grime (1973), para que uma espécie invasora vegetal se estabeleça e disperse, é necessário que a comunidade deixe a espécie exótica prosperar num primeiro momento. Ao longo do tempo, a coexistência entre a exótica e a comunidade nativa aumentaria em escala espacial, fazendo com que a resistência biótica de comunidades, mesmo que diversificadas funcionalmente, não aconteça. Essa ausência de barreira da biodiversidade à invasão vegetal faz com que a coexistência entre invasora e comunidade nativa seja mais importante do que a exclusão por competição (Stohlgren *et al.*, 2006).

A coexistência entre macrófitas exóticas e nativas, além de ser influenciada pela facilitação da proximidade filogenética, também pode ser influenciada por diferenças filogenéticas e morfológicas. Um exemplo é a macrófita invasora *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle, onde numa determinada comunidade do Reservatório de Rosana no sul do Brasil, não enfrentou resistência biótica e se estabeleceu em conjunto com espécies menos semelhantes filogeneticamente e morfolologicamente (Silveira e Thomaz, 2019). No entanto, não se rejeita a hipótese de que a invasora poderia propiciar a ocorrência de algumas espécies nativas não semelhantes por facilitação (Silveira e Thomaz, 2019).

Diversas interações competitivas podem afetar a biomassa das espécies e contribuir para processos de invasão (Callaway *et al.*, 2011). Em situações de estresse, como em condições de competição, as plantas podem manifestar uma alocação diferencial de biomassa, priorizando ora as partes aéreas (ou aquática, no caso de organismos

aquáticos), ora as subterrâneas (Fu *et al.*, 2012). A alocação diferencial de recurso, intrinsecamente ligada ao trade-off de biomassa, é influenciada por fatores externos à planta (Yu *et al.*, 2019; Peng *et al.*, 2019). Para macrófitas, o trade off está relacionado a busca por um maior desenvolvimento da planta, como assimilação de nutrientes e crescimento foliar, de acordo com variações ambientais de estresse em que estão submetidas (Buoma *et al.*, 2005; Gratani, 2014; Pereto *et al.*, 2016).

Hydrilla verticillata (L.) Royle é uma macrófita aquática exótica invasora submersa (Cook e Lüönd, 1982) que cresce em diferentes ambientes, de lênticos a lóticos, com grande facilidade de adaptação (Sousa 2011; Chen *et al.*, 2019). Apresenta maior densidade energética se comparado com nativas de mesmo nicho, se tornando recurso para herbívoros (Oliveira *et al.*, 2019). Nativa da Ásia e Austrália é encontrada em todos os continentes, causando problemas para os ecossistemas aquáticos de todo o mundo (Simberloff e Rejmánek, 2011). No Brasil, apresenta trechos de grande dominância em várias bacias hidrográficas (Bianchini Jr. *et al.*, 2010). É frequentemente confundida com as nativas *Egeria najas* Planch. e *Egeria densa* Planch. pelas semelhanças filogenéticas e funcionais, sendo as três espécies da família Hydrocharitaceae (Sousa, 2011). *H. verticillata* possui grande plasticidade fenotípica e grande capacidade de dispersão por propágulos (Sousa *et al.*, 2009; Fasoli *et al.*, 2018; Liu *et al.*, 2023). A grande biomassa exibida por essa espécie em situação de dominância pode deslocar espécies nativas como também alterar sua ocorrência nos locais de invasão (Bianchini Jr. *et al.*, 2010; Silveira e Thomaz, 2019).

Compreender as interações entre as espécies nativas e invasoras é imperativo no controle de sua propagação resultando em estratégias de mitigação mais eficientes (Funk e Vitousek 2007). Explorar atributos funcionais relacionados ao tamanho, como biomassa e capacidades diferenciais de alocação de recursos, pode revelar habilidades competitivas relevantes para dominância vegetal e são importantes na persistência da exótica após invasão (Gibson *et al.*, 2016). Estudos de macrófitas submersas desenvolvidos em mesocosmos tropicais, que possibilitam controlar e isolar variáveis desejáveis ou não em condição próxima à natural, são fundamentais para auxiliar no conhecimento da biologia e ecologia destas plantas (Thomaz, 2002; Thiébaud, 2023). Neste estudo, buscamos avaliar os efeitos de espécies nativas de macrófitas aquáticas submersas (MAS) sobre a invasibilidade de *H. verticillata*. Em um experimento de mesocosmo (i.e. explorando as condições climáticas locais), submetemos a invasora ao crescimento A) sem interferência de outras espécies, B) com uma espécie nativa e C) com duas espécies nativas. Nossa predição é que o tipo e a intensidade da competição influenciem negativamente no desenvolvimento da exótica invasora. Desta forma, *H. verticillata* apresentaria alterações

nos padrões de biomassa aquática e subterrânea submetida a competições com diferentes espécies de MAS nativas, quando comparada com seu desenvolvimento mono específico.

METODOLOGIA

Área de coleta

O reservatório de Itaipu, localizado no Rio Paraná entre o Brasil e o Paraguai, do lado leste (brasileiro) tem características de nível hidrométrico relativamente estável com profundidade média de 22 m e qualidade da água varia entre oligotrófica e eutrófica (Thomaz *et al.*, 2009). Sua grande extensão de áreas rasas (entre 0,5 e 4,0 m de profundidade) favorece o desenvolvimento de macrófitas submersas (Pulzatto *et al.*, 2019). Realizamos a coleta das plantas em dois dos oito braços formados pelo reservatório já monitorados (Thomaz *et al.*, 2003), os braços Passo Cuê (25°20' 19"S, 54°26' 41"W) e São João (25°04' 21"S, 54°22' 27"W) (Figura 1). Com o auxílio de um rastelo, coletamos exemplares das nativas *E. najas*, *E. densa* e da exótica invasora *H. verticillata*. Estas espécies estão entre as principais macrófitas submersas encontradas no reservatório, onde pode-se encontrar quatro espécies de hydrocaritaceae e totalizando uma diversidade de 87 espécies de macrófitas sendo 5 espécies não nativas (Mormul *et al.*, 2010b).

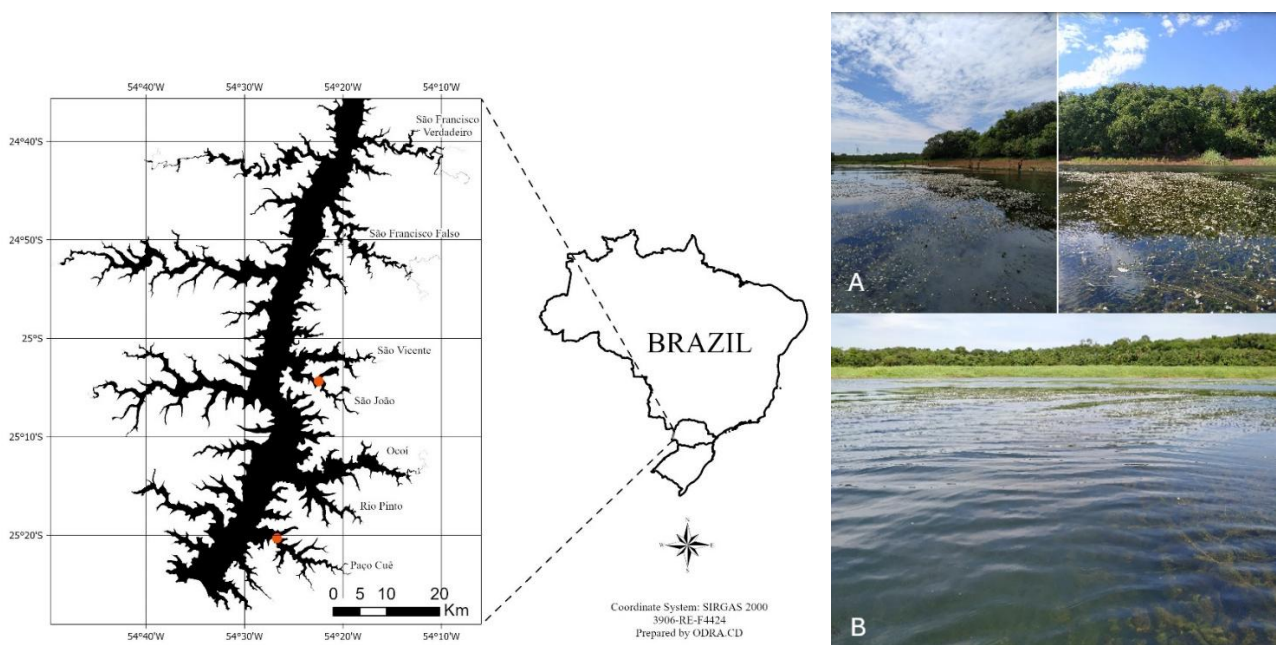


Figura 1. Área de coleta no Reservatório de Itaipu localizado na bacia do Rio Paraná. Os pontos marcados são o braço Passo Cuê (A) e braço São João (B), onde foram coletadas a exótica invasora *H. verticillata* e as espécies nativas *E. najas* e *E. densa*.

Processamento das plantas e mesocosmo

Armazenamos as macrófitas coletadas em sacos plásticos com água do reservatório. No laboratório, lavamos as plantas cuidadosamente para remoção de macroinvertebrados, algas e detritos. Conduzimos o experimento ao longo de 6 meses na estação Parque da Piracema, na Usina Hidrelétrica de Itaipu (25°25' 46"S, 54°34' 50"W). Utilizamos 15 tanques cilíndricos de 500L, com 60cm de altura, e 1m de diâmetro instalados ao ar livre com sombreamento em 50%, ideais para o cultivo de macrófitas submersas (Netherland e Getsinger, 2018). Preenchemos cada tanque com 25 kg de substrato vegetal industrializado, uma camada de 2cm de areia grossa e preenchidos com água de poço (sem adição de componentes químicos artificiais), padronizamos as rametas em fragmentos de 15 cm de altura para serem plantadas todas no mesmo dia e durante o experimento foram realizadas trocas parciais de água (TPA 50%) semanalmente para prevenção de algas (Figura 2). Para termos confiança que o efeito encontrado foi devido apenas ao aspecto competitivo das plantas, o experimento foi conduzido utilizando o mesmo substrato, espaço e número de rametas iniciais nos diferentes tratamentos. Acreditamos que com essa opção, controlamos as principais variáveis ambientais responsáveis pelo desenvolvimento vegetal, propiciando condições padronizadas dentre os tratamentos. No entanto, o número inicial de rametas de *H. verticillata* foi diferente para cada tratamento. Para superar esta diferença em termos analíticos, optamos por trabalhar com a quantidade de biomassa adquirida ao longo do experimento. Desta forma, pudemos realizar uma comparação balanceada entre o desenvolvimento invasora, independentemente do tratamento e do número de rametas inicial, preservando a padronização dos tratamentos.

Para avaliar a influência de diferentes quantidades de espécies no desenvolvimento da invasora, realizamos o experimento com três tratamentos, distribuídos aleatoriamente nos 15 tanques (5 réplicas por tratamento) como se segue:

- Tratamento Controle (T1), com o plantio de 90 rametas de *H. verticillata*, para avaliação do desenvolvimento da invasora sem a influência de competição interespecífica;
- Tratamento Intermediário (T2), com o plantio de 90 rametas, sendo 45 rametas de *H. verticillata* e 45 rametas de *E. najas* e;
- Tratamento Avançado (T3), com o plantio de 90 rametas, sendo 30 rametas de *H. verticillata*, 30 rametas de *E. najas* e 30 rametas de *E. densa*.

Para estimar a biomassa inicial dos rametas de *H. verticillata*, separamos 50 rametas padronizados (em 15cm), e colocamos para desidratar em estufa à 45°C até o peso constante (em torno de 2 dias). A massa seca (g) foi obtida gravimetricamente, separando os rametas em cinco conjuntos de 10. Portanto, o valor estimado da biomassa inicial de

cada rameta de *H. verticillata* é o valor médio da massa seca obtida (média entre cinco conjuntos de 10 rametas secos) dividido por 10. E o valor da biomassa inicial de *H. verticillata* em cada tratamento, é a multiplicação do valor estimado do peso inicial de cada rameta pelo número de rametas da invasora no início do experimento.



Figura 2: Mesocosmos em tanques de 500L. A) Macrófitas recém-plantadas. B) Macrófitas após cinco meses. C) Forma de sombreamento 50%.

Coleta de dados

Desmontamos o experimento após seis meses de crescimento das plantas. Para tanto, removemos todo o material vegetal dos mesocosmos e separamos as rametas (biomassa aquática) das raízes (biomassa subterrânea) em cada réplica de cada tratamento, assim como organizamos as rametas em espécies. Não foi possível separar as raízes por espécies, uma vez que ao final do experimento, todas as estruturas radiculares estavam emaranhadas (Figura 3). No laboratório a biomassa (das rametas e raízes) foi lavada minuciosamente para retirar algas e invertebrados e colocadas para desidratar em estufa à 45°C até o peso constante (em torno de 4 dias). A massa seca (g) de cada conjunto (raízes totais, rametas por espécie em cada réplica de cada tratamento) foi obtido gravimetricamente (Figura 4).



Figura 3: Remoção e lavagem de biomassa das raízes



Figura 4: Biomassa aquática separada por espécie e lavada para ir a estufa, após retirada da estufa a biomassa foi pesada

Análise de dados

Para verificar o incremento de biomassa das rametas de *H. verticillata* em cada tratamento ao longo do experimento, dividimos a biomassa seca da invasora obtida gravimetricamente em cada tratamento ao final do experimento, pela biomassa inicial e obtivemos a porcentagem de incremento. Para verificar os efeitos das relações competitivas de *H. verticillata* sobre a alocação preferencial de biomassa aquática (acima do sedimento) ou subterrânea nos tratamentos competitivos, estruturamos as análises dos dados comparando 1) diferenças entre as biomassas globais por tratamento (biomassa dos rametas e biomassa da estrutura radicular somados para todas as espécies por tratamento), 2) diferenças entre as biomassas subterrâneas por tratamento (biomassa das estruturas radiculares de todas as espécies somadas), 3) diferenças entre as biomassas aquáticas por tratamento (biomassa acima do sedimento, de todas as espécies somadas), e 4) diferenças entre o incremento de biomassa aquática da invasora por tratamento (incremento da biomassa dos rametas de *H. verticillata* acima do sedimento). Para isso, utilizamos um modelo linear generalizado com (função 'glm'). Para comparar cada

tratamento par a par, utilizamos um teste de comparações múltiplas para hipóteses lineares gerais por Tukey (função 'glht', pacote multcomp) (Hothorn *et al.* 2008).

RESULTADOS

Ao longo do período do experimento, a temperatura diária média foi de 17.71°C, com média mínima de 13.45°C e média máxima de 20.42°C, umidade média (UR%) 79.40 e precipitação média 5.05mm. A biomassa inicial de 10 rametas de *H. verticillata* foi de 0,58g (DP=0,09) e, portanto, a biomassa inicial de cada rameta foi de 0,06g.

Biomassa global das macrófitas aquáticas submersas

Na biomassa global (biomassas aquáticas e subterrâneas somadas) (Figura 5), o tratamento controle (T1) apresentou biomassa média de 122,93g (dp=30,65). O tratamento intermediário (T2) apresentou biomassa média de 92,38g (dp=26,15). O tratamento avançado (T3) apresentou biomassa média de 113,40g (dp=13,36). Não houve diferenças significativas entre os tratamentos para a biomassa global das espécies submersas (Tabela 1).

Tabela 1: Resultados do teste pareado à posteriori de Tukey para os resultados do modelo linear generalizado (GLM) comparando o crescimento em biomassa das MAS (global, subterrânea, aquática e incremento de biomassa) nos diferentes tratamentos competitivos, com enfoque na invasora *Hydrilla verticillata*. T1= controle com crescimento de *H. verticillata* apenas; T2= tratamento intermediário, com crescimento de *H. verticillata* e *E. najas*; T3= tratamento avançado, com crescimento de *H. verticillata*, *E. najas* e *E. densa*.

Tratamento	Biomassa Global (Tukey model)		Biomassa Subterrânea (Tukey model)		Biomassa Aquática (Tukey model)		<i>H. verticillata</i> Incremento de biomassa (Tukey model)	
	Estimate	z-value	Estimate	z-value	Estimate	z-value	Estimate	z-value
T1xT2	-0,28	-2,22	-0,59	-2,85*	0,01	0,14	1262.8	5.882***
T1xT3	-0,08	-0,63	-0,63	-3,07**	0,37	3,29 **	2100.2	9.782***
T2xT3	0,2	1,58	-0,04	-0,21	0,35	3,14 **	837.4	3.9***

* < 0,05; ** < 0,01; *** < 0,001

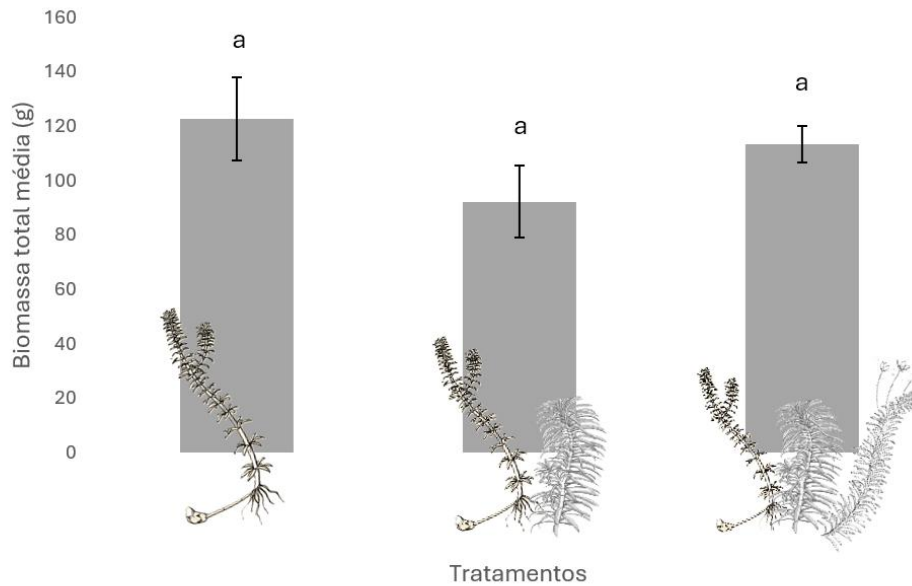


Figura 5. Biomassa global média (aquática + subterrânea) das MAS ao final do experimento nos diferentes tratamentos competitivos. T1= controle com crescimento de *H. verticillata* apenas; T2= tratamento intermediário, com crescimento de *H. verticillata* e *E. najas*; T3= tratamento avançado, com crescimento de *H. verticillata*, *E. najas* e *E. densa*.

Biomassa subterrânea das macrófitas aquáticas submersas

Quanto à biomassa subterrânea das MAS (Figura 6), T1 apresentou maior valor médio (70,58g; DP=19,22), quando comparada com T2 (39,12g; DP=16,33; GLM; $z = -2,858$; $p=0,012$) e T3 (37,35g; DP=11,39; GLM; $z = -3,073$; $p=0,006$) (Figura 6, Tabela 1). Não houve diferenças significativas entre os valores de biomassa de T2 e T3 (GLM; $z = -0,218$; $p=0,974$).

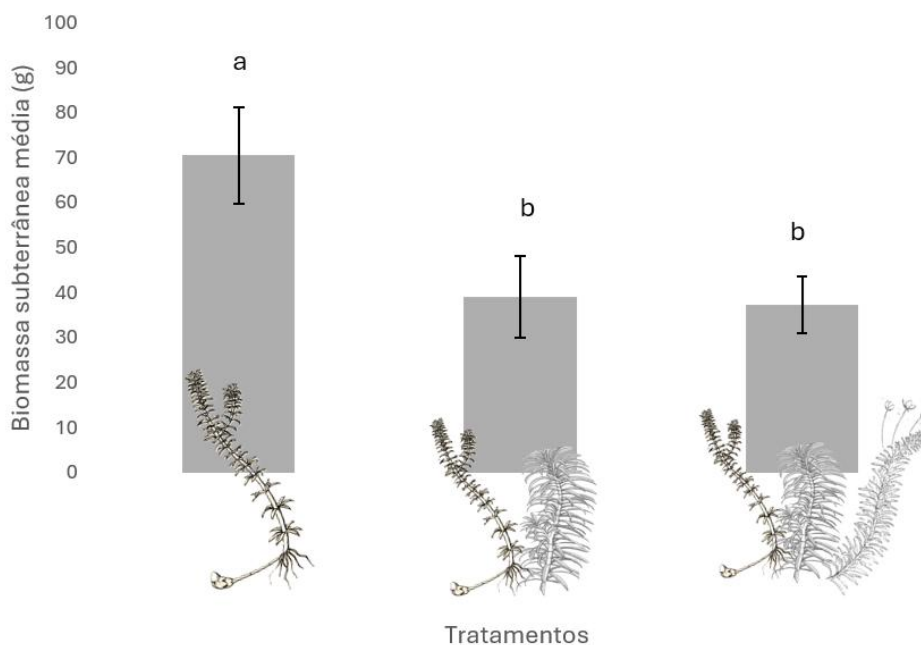


Figura 6. Biomassa subterrânea média das MAS ao final do experimento nos diferentes tratamentos

competitivos. T1= controle com crescimento de *H. verticillata apenas*; T2= tratamento intermediário, com crescimento de *H. verticillata* e *E. najas*; T3= tratamento avançado, com crescimento de *H. verticillata*, *E. najas* e *E. densa*. Letras diferentes representam diferenças significativas entre os valores de biomassa média, de acordo com GLM.

Biomassa aquática total das macrófitas

Quanto à biomassa aquática total das MAS (Figura 7), T3 (76.05g; DP=13.75) apresentou maior valor médio que T1 (52.35g; DP=10.45; GLM; Z= 3,293; p=0,002) e T2 (53.27g; DP=12.15; GLM; Z=3,148; p=0,004). Não observamos diferença significativa nos valores entre T1 e T2 (GLM; z= 0,147; p=0,988).

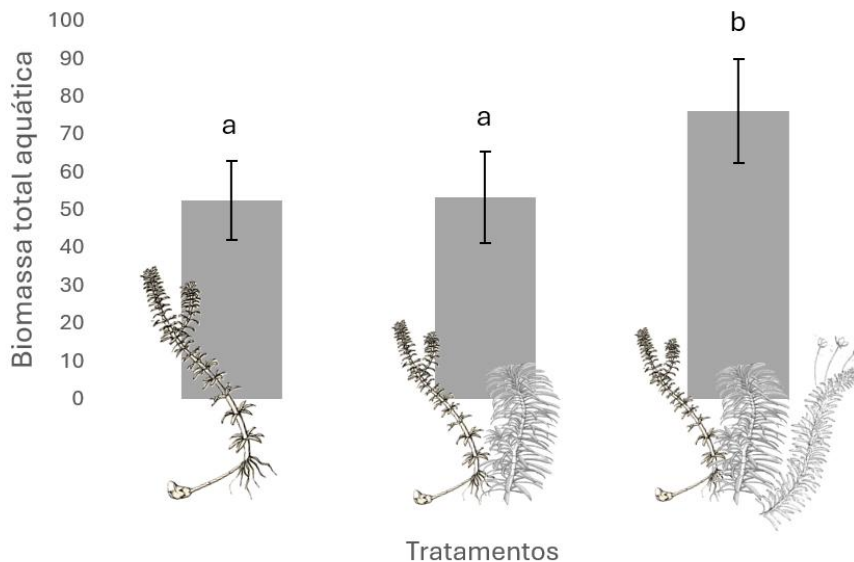


Figura 7. Biomassa aquática média das MAS ao final do experimento nos diferentes tratamentos competitivos. T1= controle com crescimento de *H. verticillata apenas*; T2= tratamento intermediário, com crescimento de *H. verticillata* e *E. najas*; T3= tratamento avançado, com crescimento de *H. verticillata*, *E. najas* e *E. densa*. Letras diferentes representam diferenças significativas entre os valores de biomassa média, de acordo com GLM.

Incremento de biomassa de H. verticillata

Quanto ao incremento de biomassa de *H. verticillata* (Figura 8), T3 (3103%; DP = 519) apresentou maior valor médio que T1 (1003%; DP = 200; GLM; Z= 9.782; p=X) e T2 (2266%; DP=190; GLM; Z=3.9; p=X), assim como T2 apresentou maior valor médio que T1 (GLM; Z=5.882; p=X).

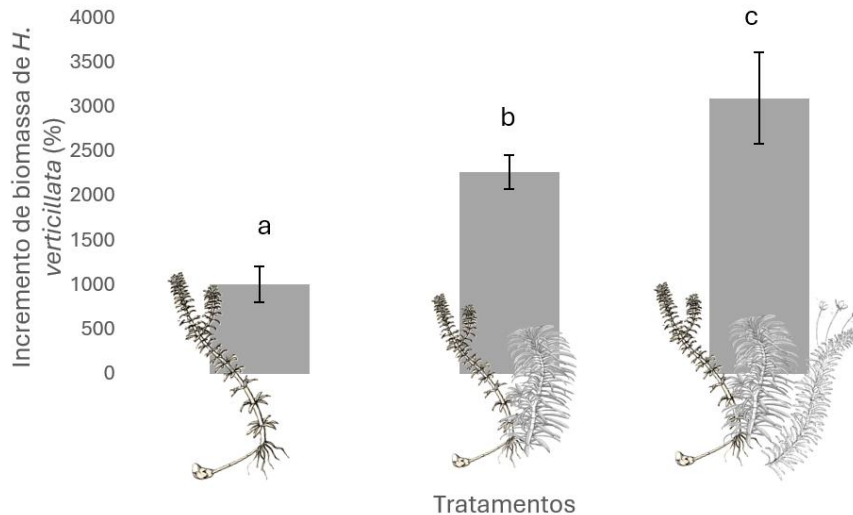


Figura 8. Incremento de biomassa (em porcentagem) de *H. verticillata* ao final do experimento nos diferentes tratamentos competitivos. T1= controle com crescimento de *H. verticillata* apenas; T2= tratamento intermediário, com crescimento de *H. verticillata* e *E. najas*; T3= tratamento avançado, com crescimento de *H. verticillata*, *E. najas* e *E. densa*. Letras diferentes representam diferenças significativas entre os valores de biomassa média, de acordo com GLM.

DISCUSSÃO

O estudo testou os efeitos da competitividade de macrófitas submersas nativas sobre o crescimento da espécie exótica invasora *H. verticillata*. Nossos resultados demonstram que a *H. verticillata* alterou seu desenvolvimento, promovendo um trade-off de biomassa em resposta às mudanças nas competições intraespecíficas e interespecíficas nos tratamentos de mesocosmo. Quando submetida à competição interespecífica, esta invasora alocou a biomassa preferencialmente nas estruturas aquáticas, em detrimento das estruturas de fixação. Observou-se que a riqueza de espécies nativas de submersas, influenciou reduzindo biomassa subterrânea e alterando sua biomassa aquática. Este efeito pode ser atribuído as interações competitivas interespecíficas, que influenciam o desempenho de plantas invasoras (Kawaletz *et al.*, 2014; Yannelli *et al.*, 2020; Yannelli, 2021; Sakata e Craig, 2021; Trotta *et al.*, 2023).

Comunidades que apresentam maior diversidade mostram-se mais competitivas e resistentes à invasão, o que resulta em um maior sucesso na supressão das espécies invasoras (Kennedy *et al.*, 2002; Yannelli *et al.*, 2020; Yannelli, 2021) em uma escala geográfica ampla. Ademais, é destacado que comunidades com uma grande diversidade podem conter uma proporção significativa de espécies exóticas, sendo essa diversidade

mantida pela heterogeneidade ambiental e pelas interações entre as espécies nativas e exóticas (Trotta *et al.*, 2023). Em outros casos, mesmo com diversidade, essas áreas podem sofrer supressão de espécies invasoras, assim como também podem afetar pequenos espaços sem exercer pressão na diversidade em grande escala (Kortz *et al.*, 2024) afetando riqueza de espécies e diversidade funcional, mas com uma certa resiliência das sementes quando surpreendidas pela espécie invasora (Gioria *et al.*, 2023).

Escala espacial deve ser considerada em modelos de invasão, os fatores abióticos influenciam o sucesso da macrófita exótica invasora *H. verticillata* em diferentes escalas espaciais e considerando uma escala espacial menor, a matéria orgânica é importante e interações concorrentes podem inibir a invasão (Pulzatto *et al.*, 2019). Logo, a perda da biodiversidade pode aumentar a vulnerabilidade de comunidades nativas às invasões (Kennedy *et al.*, 2002), afetando estrutura e funcionamento dos ecossistemas.

A alocação de recurso é a base para a adoção de diferentes estratégias de comportamento em resposta às pressões ambientais (Weiner 2004). Variações morfológicas e decisões relacionadas à alocação de biomassa são cruciais para o sucesso no desenvolvimento das plantas, permitindo que obtenham recursos de forma eficaz durante competições (Mooney, 1972; Lerdaun *et al.*, 2023) e seu tempo de residência (Gruntman & Segev, 2024). Nesse contexto, consideramos que a espécie invasora tenha priorizado o crescimento vegetativo em estruturas fotossintetizantes e de dispersão ao detectar a competição com plantas nativas. Fatores limitantes, como luz e espaço, podem intensificar a competição entre espécies, levando à adoção de estratégias para aquisição de recursos, promovendo assim, um trade-off positivo no crescimento das estruturas fotossintetizantes (Umaña *et al.*, 2020).

No entanto, é importante destacar que essa alocação diferencial de recursos pode favorecer determinadas estruturas em detrimento de outras (Maberly & Gontero, 2018). Não se sabe ao certo se essa estratégia trará efeitos positivos ou negativos para a espécie invasora a longo prazo, uma vez que os resultados disponíveis provêm de experimentos de seis meses realizados com plantas perenes (Cook & Löönd, 1982). Isso evidencia a necessidade de experimentos de maior duração, que considerem as variações ambientais com diferentes complexidades. É essencial compreender que mudanças no ecossistema podem ser o principal fator de influência nas interações relacionadas ao trade-off, impactando as comunidades ao modificar a disponibilidade de recursos limitados e a prioridade de alocação de cada espécie (Aschehoug *et al.*, 2016).

O trade off tem sido evidenciado para espécies exóticas invasoras que demonstram preferência pela alocação da biomassa para a área foliar, visando a aquisição de luz e

capacidade fotossintética (Tan *et al.*, 2018). No processo de invasão, esta alocação diferencial se manifesta principalmente quando espécies estão em competições interespecíficas, aumentando seu crescimento independente de questões ambientais correlatas (Liu *et al.*, 2023). Em alguns casos, a invasora adota essa estratégia em resposta ao efeito sinérgico de competição interespecífica com as espécies nativas e gradientes ambientais (Chiba *et al.*, 2016). Em outros casos, a competição interespecífica pode resultar em alocações reprodutivas conforme mudanças nas condições abióticas causadas pela própria interação com as espécies nativas (Dostál, 2023). Essa característica funcional é uma das determinantes do potencial das espécies de macrófitas tornarem-se invasoras (Bora e Padial, 2023).

Nossos resultados confirmam que a presença de alocação diferencial de biomassa na invasora sob situação de competição interespecífica. Isso sugere que o aumento do potencial competitivo, na busca de crescimento vegetativo para superar as espécies nativas, compromete as estruturas de fixação da espécie invasora, resultando em uma menor alocação de recursos para fixação e armazenamento. O aumento da biomassa aquática de *H. verticillata* em detrimento da subterrânea indica que a invasora exibiu estratégia de desenvolvimento diferenciada quando na presença das nativas. No entanto, ainda não se sabe se esse resultado traria efeitos positivos ou negativos para a invasora, sendo necessários estudos para esclarecer os efeitos a longo prazo. Desta forma, recomendamos que estudos futuros investiguem os efeitos da redução das estruturas radiculares na invasibilidade e na competição de plantas aquáticas submersas, considerando variações temporais e incorporando maior complexidade à comunidade experimental. Além disso, outros parâmetros da comunidade nativa, como composição específica, abundância e características funcionais, devem ser explorados como potenciais barreiras à invasão sob diferentes variações de fatores ambientais.

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de aperfeiçoamento de pessoal de nível superior (CAPES), Universidade Federal da Integração Latino Americana (UNILA) via editais Agenda Tríplice (n°137/2018/PRPPG) e PAIP (n°80/2019/PRPPG) e Itaipu Binacional pelo apoio financeiro e técnico.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agostinho, A.A., L.C. Gomes e H.F. Julio Jr. 2003. Relações entre macrófitas aquáticas e fauna de peixes. p. 261-277. In S.M. Thomaz & L.M. Bini (eds.). *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*. EDUEM, 1446 Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN-0034-7744) Vol. 58 (4): 1437- 1452, December 2010 Maringá, Paraná, Brazil.
- Agostinho, A.A., L.C. Gomes e F.M. Pelicice. 2007. *Ecologia e Manejo de Recurso Pesqueiro em Reservatórios do Brasil*. EDUEM, Maringá, Paraná, Brazil.
- Akhurst, D. J. Jones, G. B. Clark, M. Reichelt-Brushett, A. 2017. Effects of fish and macrophytes on phytoplankton and zooplankton community structure in a subtropical freshwater reservoir. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters*, 62, 5–18.
- Aschehoug, E. T., Brooker, R., Atwater, D. Z., Maron, J. L. Callaway, R. M. 2016. The Mechanisms and Consequences of Interspecific Competition Among Plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. Vol 47, pages 263-281, <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-121415-032123>
- Beirinckx, L., Triest, L., Vanschoenwinkel, B. 2023. Can germination strategies help to understand regional co-occurrence of two morphologically conserved congeneric macrophytes? *Freshwater Biology*, 68, 888–901.
- Benítez-Mora, A., Camargo, J.A. 2014. Ecological responses of aquatic macrophytes and benthic macroinvertebrates to dams in the Henares River Basin (Central Spain). *Hydrobiologia* 728, 167–178 <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1816-6>
- Berthold, M., Karstens, S., Buczko, U., Schumann, R. 2018. Potential export of soluble reactive phosphorus from a coastal wetland in a cold-temperate lagoon system: Buffer capacities of macrophytes and impact on phytoplankton. *Science of The Total Environment*, 616-617, 46–54.
- Bianchini Jr. I. Cunha-Santino, M. B. Milan, J. A. M. Rodrigues, C. J. Dias, J. H. P. 2010. Growth of *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle under controlled conditions. *Hydrobiologia*, 644(1), 301–312.
- Bora, L.S. and Padial, A.A. 2023. A global review on invasive traits of macrophytes and their link to invasion success. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 35, e20.
- 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. <https://doi.org/10.1007/s00027-020-00750-y>
- Buoma, T.J., de Vries, M. B., Low, E., Peralta, G., Tánčzos, I. C., Van de Koppel, J. Herman, P. M.J. 2005. Trade-off related to ecosystem engineering: a case study on stiffness of emerging macrophytes. *Ecology* 86: 2187–2199. <https://doi.org/10.1890/04-1588>

- Callaway, R.M., Waller, L.P., Diaconu, A., Pal, R., Collins, A.R., Mueller-Schaerer, H. Maron, J.L. 2011. Escape from competition: Neighbors reduce *Centaurea stoebe* performance at home but not away. *Ecology*, 92: 2208-2213. <https://doi-org.ez350.periodicos.capes.gov.br/10.1890/11-0518.1>
- Chao-Chen Hu, Xue-Yan Liu, Ya-Xin Yan, Yan-Bao Lei, Yun-Hong Tan, Cong-Qiang Liu. 2022. A new isotope framework to decipher leaf-root nitrogen allocation and assimilation among plants in a tropical invaded ecosystem. *Science of The Total Environment*, Volume 806, Part 3, 151203, ISSN 0048-9697, <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151203>.
- Chen, J. Ren, W. Chou, Q. Su, H. Ni, L. Zhang, M. Liu, Z. Xie, P. 2020. Alterations in biomass allocation indicate the adaptation of submersed macrophytes to low-light stress. *Ecological Indicators*, 113, 106235.
- Chen, J. Liu, Z. Xiao, S. Chen, R. Luo, C. Zhu, T. Cao, T. Ni, L. Xie, P. Su, H. Zhang, M. 2019. Effects of benthivorous fish disturbance on chlorophyll a contents in water and the growth of two submersed macrophytes with different growth forms under two light regimes. *Science of The Total Environment*, 135269.
- Wagner A Chiba de Castro, Rafael O Xavier, Federico H L Garrido, Jair H C Romero, Cleto K Peres, Ruberval C da Luz. 2019. Fraying around the edges: negative effects of the invasive *Tradescantia zebrina* Hort. ex Bosse (Commelinaceae) on tree regeneration in the Atlantic Forest under different competitive and environmental conditions, *Journal of Plant Ecology*, Volume 12, Issue 4, August, Pages 713–721. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtz009>
- W.A. Chiba de Castro, R.V. Almeida, M.B. Leite, R.H. Marrs, D.M. Silva Matos. 2016. Invasion strategies of the white ginger lily *Hedychium coronarium* J. König (Zingiberaceae) under different competitive and environmental conditions. *Environmental and Experimental Botany*, Volume 127, Pages 55-62. ISSN 0098-8472. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2016.03.010>.
- Coladello, L. F., de Lourdes Bueno Trindade Galo, M., Shimabukuro, M. H., Ivánová, I., Awange, J. 2020. Macrophytes' abundance changes in eutrophicated tropical reservoirs exemplified by Salto Grande (Brazil): Trends and temporal analysis exploiting Landsat remotely sensed data. *Applied Geography*, 121, 102242.
- Cook, C. D. K. Lüönd, R. 1982. A revision of the genus *Hydrilla* (Hydrocharitaceae). *Aquatic Botany*, 13, 485–504.
- Cook, C. D. K. 1990. *Aquatic Plant Book*. SBP Academic, The Hague, Netherlands.
- Coughlan, N. E., Cuthbert, R. N., Kelly, T. C., & Jansen, M. A. K. 2018. Parched plants: survival and viability of invasive aquatic macrophytes following exposure to various desiccation regimes. *Aquatic Botany*, 150, 9–15.

- Christopher D.K. Cook, Ruth Lüönd. 1982. A revision of the genus *Hydrilla* (Hydrocharitaceae). Aquatic Botany. ISSN 0304-3770, Volume 13, pages 485-504. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(82\)90074-2](https://doi.org/10.1016/0304-3770(82)90074-2)
- Christopher D.K. Cook, Katharina Urmi-König. 1984. A revision of the genus *Egeria* (hydrocharitaceae). Aquatic Botany, Volume 19, Issues 1–2, Pages 73-96, ISSN 0304-3770, [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(84\)90009-3](https://doi.org/10.1016/0304-3770(84)90009-3)
- Dalla Vecchia, A., Villa, P., Bolpagni, R. 2020. Functional traits in macrophyte studies: current trends and future research agenda. Aquatic Botany, 103290.
- Dainez-Filho MS, Michelan TS, Louback-Franco N, Souza DS, Cafofo EG, Thomaz SM. 2019. Role of sediment structuring by detritus on colonization and interspecific competition of one native and one invasive submerged macrophyte. Hydrobiologia, 843:63-74.
- Deosti, S., de Fátima Bomfim, F., Lansac-Tôha, F.M. Quirino, B. A., Bonecker, C. C., Lansac-Tôha, F. A. 2021. Zooplankton taxonomic and functional structure is determined by macrophytes and fish predation in a Neotropical river. Hydrobiologia 848, 1475–1490. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04527-8>
- Dick, J. T. A., Alexander, M. E., Ricciardi, A., Laverty, C., Downey, P. O., Xu, M. Jeschke, J. M. Saul, W. C. Hill, M. P. Wasserman, R. O'Neill, D. B. Weyl, O. L. F. Shaw, R. H. 2017. Functional responses can unify invasion ecology. Biological Invasions, 19(5), 1667–1672.
- Divíšek, J., Chytrý, M., Beckage, B., Gotelli, N. J., Lososová, Z., Pyšek, P., Richardson D. M. Molofsky, J. 2018. Similarity of introduced plant species to native ones facilitates naturalization, but differences enhance invasion success. Nature Communications, 9(1).
- dos Santos Machado, R., de Carvalho Harthman, V., Murillo, R. d. A., Thomaz, S. M., & Silveira, M. J. 2021. The anatomy of two species of emergent macrophytes of the genus *Polygonum* differentially changes in response to water-level fluctuations. Ecohydrology, 14(8), 2341 <https://doi.org/10.1002/eco.2341>
- Dostál, P. 2023. Reproductive strategies of native plant populations altered by a plant invasion. Functional Ecology, 37, 2500–2510. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14399>
- Duque, TS; Souza, IM; Mendes, DS; da Silva, RS; Múcida, DP; da Silva, FD; Silva, DV; dos Santos, JB. 2023. Ecological Niche Modeling of Invasive Macrophyte (*Urochloa subquadriflora*) and Co-Occurrence with South American Natives. Sustentabilidade 15, 12722. <https://doi.org/10.3390/su151712722>
- Fasoli, J. V. B., Mormul, R. P., Cunha, E. R., & Thomaz, S. M. 2018. Plasticity responses of an invasive macrophyte species to inorganic carbon availability and to the interaction with a native species. Hydrobiologia, 817(1), 227–237.

- 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 Limnologica Brasiliensia*, 25(2), 202–209.
- Fletcher, R.A., Callaway, R.M. & Atwater, D.Z. 2016. An exotic invasive plant selects for increased competitive tolerance, but not competitive suppression, in a native grass. *Oecologia* 181, 499–505 <https://doi-org.ez350.periodicos.capes.gov.br/10.1007/s00442-016-3584-7>
- Funk, J. L., & Vitousek, P. M. 2007. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature*, 446(7139), 1079–1081.
- Fu, H., Yuan, G., Cao, T., Ni, L., Zhang, M., Wang, S. 2012. An alternative mechanism for shade adaptation: implication of allometric responses of three submersed macrophytes to water depth. *Ecological Research*, 27(6), 1087–1094. doi:10.1007/s11284-012-0991-z
- Gallardo, B., Clavero, M., Sánchez, M. I., & Vilà, M. 2016. Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Global Change Biology*, 22(1), 151–163.
- Gentilin-Avanci, C., Pinha, G. D., Petsch, D. K., Mormul, R. P., & Thomaz, S. M. 2020. The invasive macrophyte *Hydrilla verticillata* causes taxonomic and functional homogenization of associated Chironomidae community. *Limnology*.
- Gibson, A., Nelson, C. R., & Atwater, D. Z. 2018. Response of bluebunch wheatgrass to invasion: Differences in competitive ability among invader-experienced and invader-naïve populations. *Functional Ecology*, 32(7), 1857–1866.
- Gillard, M. B., Castillo, J. M., Mesgaran, M. B., Futrell, C. J., and Grewell, B. J. 2022. Germination niche breadth of invasive *Iris pseudacorus* (L.) suggests continued recruitment from seeds with global warming. *American Journal of Botany* 109(7): 1108–1119. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16026>
- Gioria, M., Carta, A., Balogianni, V., Fornara, D., Pyšek, P., Osborne, B.A. 2023. Changes in the functional and phylogenetic diversity of above- and below-ground plant communities invaded by two alien herbs. *NeoBiota*. doi:10.3897/neobiota.88.109185
- Golivets, M. and Wallin, K.F. 2018. Neighbour tolerance, not suppression, provides competitive advantage to non-native plants. *Ecol Lett*, 21: 745-759. <https://doi-org.ez350.periodicos.capes.gov.br/10.1111/ele.12934>
- Gratani, Loretta, 2014. Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors, *Advances in Botany*, 2014, 208747, 17 pages. <https://doi.org/10.1155/2014/208747>
- Grime, J. P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344–347.
- Gruntman, M., Segev, U. 2024. Effect of residence time on trait evolution in invasive plants:

- review and meta-analysis. *NeoBiota*. doi:10.3897/neobiota.91.109251
- Han Gao, Juan Chen, Chao Wang, Peifang Wang, Rong Wang, Yu Hu, Ying Pan. 2023. Diversity and interaction of bacterial and microeukaryotic communities in sediments planted with different submerged macrophytes: Responses to decabromodiphenyl ether, *Chemosphere*, Volume 322, 138186, ISSN 0045-6535. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2023.138186>.
- Han, X., Lian Feng, Chuanmin Hu, Xiaoling Chen. 2018. Wetland changes of China's largest freshwater lake and their linkage with the Three Gorges Dam. *Remote Sensing of Environment*, Volume 204, Pages 799-811, ISSN 0034-4257. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2017.09.023>.
- Hong Qian. 2023. Intercontinental comparison of phylogenetic relatedness in introduced plants at the transition from naturalization to invasion: A case study on the floras of South Africa and China, *Plant Diversity*, Volume 45, Issue 4, Pages 363-368, ISSN 2468-2659. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2023.02.003>.
- Hothorn T, Bretz F, Westfall P. 2008. Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, 50(3), 346–363. <https://doi.org/10.1002/bimj.200810425>
- Hulme, P. E. Bernard-Verdier, M. 2017. Comparing traits of native and alien plants: can we do better? *Functional Ecology*. 32, 117–125. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12982>
- James, J. J., J. M. Mangold, R. L. Sheley, T. Svejcar. 2009. Root plasticity of native and invasive Great Basin species in response to soil nitrogen heterogeneity. *Plant Ecology*. 20 2: 211–220.
- Jain, M. S., & Kalamdhad, A. S. 2018. Efficacy of batch mode rotary drum composter for management of aquatic weed (*Hydrilla verticillata (L.f.) Royle*). *Journal of Environmental Management*, 221, 20–27. doi:10.1016/j.jenvman.2018.05.055
- Jie Xing, Chunyan Li, Zhaoquan Li, Wanting Li, Ailun Fang, Ang L. 2023. Submerged macrophytes mediated remediation of molybdenum-contaminated sediments. *Environmental Science and Pollution Research*. 30:48962–48971.
- Jingjing Liu, Qiaoying Zhang, Meilian Chen, Jiaru Dai, Wenxin Gu, Shuailong Wen, Yingxun Du. 2023. Composition of organic matter-iron-phosphorus associations in sediments of algae- and macrophyte-dominated zones in Lake Taihu. *Chemical Geology*, Volume 622, 5 Pages 121375.
- Johnson, Pieter TJ; Olden, Julian D; Vander Zanden, M Jake. 2008. Dam invaders: impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. 6(7), 357–363. doi:10.1890/070156
- Kawaletz, H., Mölder, I., Annighöfer, P., Terwei, A., Zerbe, S., Ammer, C. 2014. Back to the

- roots: how do seedlings of native tree species react to the competition by exotic species?. *Annals of Forest Science* 71, 337–347. DOI 10.1007/s13595-013-0347-z
- 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(6889), 636–638.
- Kleunen, M. V., Weber, E., & Fischer, M. 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters*, 13, 235–245.
- Kissmann, K. G. 1997. *Plantas infestantes e nocivas*. 2. ed. São Paulo: BASF, Tomo I. 824 páginas.
- Kissman, K.G. Groth, D. 1999. *Plantas infestantes e Nocivas*. BASF, São Paulo, Brazil.
- Kissman, K.G. Groth, D. 2000. *Plantas infestantes e Nocivas*. BASF, São Paulo, Brazil.
- Kortz, A., Hejda, M., Pergl, J., Kutlvašr, J., Petřík, P., Sádlo, J., Vítková, M., Vojík, M., Pyšek, P. 2024. Impacts of native and alien plant dominants at different spatial scales. *NeoBiota*. doi:10.3897/neobiota.92.116392
- Leal, R. P., Silveira, M. J., Petsch, D. K., Mormul, R. P., Thomaz, S. M. 2022. The success of an invasive Poaceae explained by drought resilience but not by higher competitive ability. *Environmental and Experimental Botany*, Volume 194, 104717, ISSN 0098-8472, <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104717>.
- Lerdau, M. T., Monson, R. K., Ehleringer, J. R. 2023. The carbon balance of plants: economics, optimization and trait spectra in a historical perspective. *Oecologia*.
- Liu, X., Hou, Z., Li, F., Xie, Y., Li, Y., Yu, X. 2023. Competition between *Potamogeton malaianus* and *Hydrilla verticillata* in response to different water level conditions. *Hydrobiologia* 850, 3031–3041. <https://doi-org.ez350.periodicos.capes.gov.br/10.1007/s10750-023-05228-0>
- Lososová, Z., Bello, F., Chytrý, M., Kühn, I., Pyšek, P., Sádlo, J., Winter, M., Zelený, D. 2015. Alien plants invade more phylogenetically clustered community types and cause even stronger clustering. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24, 786–794.
- Lorenzi, H. 2000. *Plantas Daninhas do Brasil: Terrestres, Aquáticas, Parasitas e Tóxicas*. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa, São Paulo, Brazil.
- Lukács, BA, E Vojtkó, A, Mesterházy, A, Molnár, VA, Süveges, K, Végvári, Z, Brusa, G, Cerabolini, B.E.L. 2017. Growth-form and spatiality driving the functional difference of native and alien aquatic plants in Europe. *Ecol Evol.* 7: 950–963. doi:10.1002/ece3.2703.
- Maberly, S. C. 2014. The fitness of the environments of air and water for photosynthesis, growth, reproduction and dispersal of photoautotrophs: An evolutionary and biogeochemical perspective. *Aquatic Botany*, 118, 4–13. doi:10.1016/j.aquabot.2014.06.014
- Maberly, S. C., & Gontero, B. 2018. Trade-offs and Synergies in the Structural and Functional

- Characteristics of Leaves Photosynthesizing in Aquatic Environments. *Advances in Photosynthesis and Respiration*, 307–343. doi:10.1007/978-3-319-93594-2_11
- Malinich, E. Lynn-Bell, N. Kourtev, P. S. 2017. The effect of the invasive *Elaeagnus umbellata* on soil microbial communities depends on proximity of soils to plants. *Ecosphere*, 8(5), e01827.
- McDonald, Ashley M., Martin, Charles W., Adams, Carrie R., and Reynolds, Laura K. 2023. Competition in a Changing World: Invasive Aquatic Plant is Limited by Saltwater Encroachment. *Ecosphere* 14(3) e4394. <https://doi-org.ez350.periodicos.capes.gov.br/10.1002/ecs2.4394>
- McGeoch, M. A., Butchart, S. H. M., Spear, D., Marais, E., Kleynhans, E. J., Symes, A. Chanson, J. Hoffmann, M. 2010. Global indicators of biological invasion: species numbers, biodiversity impact and policy responses. *Diversity and Distributions*, 16(1), 95–108.
- Mormul RP, Thomaz SM, Higuti J, Martens K. 2010a. *Ostracod* (Crustacea) colonization of a native and a non-native macrophyte species of Hydrocharitaceae in the Upper Paraná floodplain (Brazil): an experimental evaluation. *Hydrobiologia* 644:185–193.
- Mormul, R. P. Ferreira F. A. Michelan, T. S. Carvalho, P. Silveira, M. J. Thomaz, S. M. 2010b. Aquatic macrophytes in the large, sub-tropical Itaipu Reservoir, Brazil. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN-0034-7744)* Vol. 58 (4): 1437-1452.
- Mooney H. A. 1972. The carbon balance of plants. *Ann Rev Ecol Syst* 3:315-346.
- Murphy, K., Efremov, A., Davidson, T. A., Molina-Navarro, E., Fidanza, K., Crivelari Betiol, T. C., Chambers, P., Grimaldo, J. T., Martins, S. V., Springuel, I., Kennedy, M., Mormul, R. P., Dibble, E., Hofstra, D., Lukács, B. A., Gebler, D., Bastrup-Spohr, L., Urrutia-Estrada, J. 2019. World distribution, diversity and endemism of aquatic macrophytes. *Aquatic Botany*. doi:10.1016/j.aquabot.2019.06.006
- Netherland, M. D. Getsinger, K. D. 2018. Scaling studies for submersed aquatic plant management research. *J. Aquat. Plant Manage.* 56s: 10–16.
- O'Hare, M. T. Aguiar F. C. Asaeda T. Bakker, E. S. Chambers, P. A. Clayton, J. S. Elger, A. Ferreira, T. M. Gross, E. M. Gunn, I. D. M. Gurnell, A. M. Hellsten, S. Hofstra, D. E. Li, W. Mohr, S. Puijalón, S. Szoszkiewicz, K. Willby, N. J. Wood, K. A. 2017. Plants in aquatic ecosystems: current trends and future directions. *Hydrobiologia*, 812(1), 1–11.
- O'Hare, M. T., Gunn, I. D. M., Chapman, D. S., Dudley, B. J., & Purse, B. V. 2011. Impacts of space, local environment and habitat connectivity on macrophyte communities in conservation lakes. *Diversity and Distributions*, 18(6), 603–614. doi:10.1111/j.1472-4642.2011.00860.x
- Oliveira, M. V., Dainez, M., Bertoncin, A. P., Muniz, C., Meurer, T., Figueiredo, B, R. S. Thomaz,

- S. M. Silvia Luciana Fávaro, S. L. Mormul, R. P. 2018. Native snails choose an invasive over a native macrophyte as a food resource. *Canadian Journal of Zoology*.
- Olson, E. R. Doherty, J. M. 2014. Macrophyte diversity–abundance relationship with respect to invasive and native dominants. *Aquatic Botany*, 119, 111–119.
- Ongore, C. O., Aura, C. M., Ogari, Z., Njiru, J. M., Nyamweya, C. S. 2018. Spatial-temporal dynamics of water hyacinth, *Eichhornia crassipes* (Mart.), other macrophytes and their impact on fisheries in Lake Victoria, Kenya. *Journal of Great Lakes Research*.
- Ortiz, M. F., Nissen, S. J., Dayan F. E. 2022. Endothall and Florpyrauxifen-benzyl Behavior in *Hydrilla* (*Hydrilla verticillata*) When Applied in Combination. *Weed science*, Vol.70 (5), p. 537-542.
- Paz Cardozo, A. L., B. A. Quirino, K. Y. Yofukuji, M. H. F. Aleio & R. Fugi. 2021. Habitat complexity and individual variation in diet and morphology of a fish species associated with macrophytes. *Ecology of Freshwater Fish* 30: 184–196.
- Peng, F., Xue, X., You, Q., Sol, I., Zhou, J., Wang, T., Tsunekawa, A. 2020. Change in the trade-off between aboveground and belowground biomass of alpine grassland: Implications for the land degradation process. *Land Degrad* 31: 105–117. <https://doi-org.ez350.periodicos.capes.gov.br/10.1002/ldr.3432>
- Pereto, S. C. A. S.; dos Santos Ribas, Luiz Guilherme; Wojciechowski, Juliana; Ceschin, Fernanda; Dittrich, Jaqueline; Valões Bezerra, Luis Artur; Padial, André A. 2016. Trade-off in leaf and root investment of an abundant aquatic macrophyte in a Neotropical floodplain. *Fundamental and Applied Limnology* Volume 188 Nr. 4, p. 309 – 314. DOI: 10.1127/fal/2016/0879
- 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. *Frontiers in Plant Science*, 9.
- Pinero-Rodríguez, M.J., Fernández-Zamudio, R., Arribas, R. *et al.* 2021. The invasive aquatic fern *Azolla filiculoides* negatively impacts water quality, aquatic vegetation and amphibian larvae in Mediterranean environments. *Biol Invasions* 23, 755–769. <https://doi-org.ez350.periodicos.capes.gov.br/10.1007/s10530-020-02402-6>
- Pivello, V. R., Vieira, M. V. Grombone-Guaratini, M. T. Matos, D. M. S. 2018. Thinking about superdominant populations of native species – Examples from Brazil. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 16(2), 74–82.
- Pott, V.J. Pott. A. 2000. *Plantas Aquáticas do Pantanal*. Embrapa, Brasília, Distrito Federal, Brazil.
- Pulzatto, M. M., Cunha, E. R., Dainez-Filho, M. S., Thomaz, S. M. 2019. Association Between

- the Success of an Invasive Macrophyte, Environmental Variables and Abundance of a Competing Native Macrophyte. *Frontiers in Plant Science*, 10.
- Qian, Hong, Qian, Shenhua, Sandel, Brody. 2022. Phylogenetic structure of alien and native species in regional plant assemblages across China: Testing niche conservatism hypothesis versus niche convergence hypothesis. 10.1111/geb.13566. *Global Ecology and Biogeography*. DOI:10.1111/geb.13566
- Sakata, Y., Craig, T. P. 2021. An exotic herbivore reinforces competition between exotic and native plants. *Journal of Ecology*, 109, 2740–2753. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13686>
- Salgado, J., Vélez, M.I., González-Arango, C. O'Dea, A. 2023. Protected land enhances the survival of native aquatic macrophytes and limits invasive species spread in the Panama Canal. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 33(7), 737–750. <https://doi-org.ez350.periodicos.capes.gov.br/10.1002/aqc.3970>
- 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. *Frontiers in Plant Science*, 9.
- Shuai Liu, Yu Liu, Gaofei Li, Cun Mou. 2023. Disentangling interspecific and intraspecific variability in height–diameter allometry of dominant tree species in the Rocky Mountains across broad spatial scales, *Forestry: An International Journal of Forest Research*. cpad048, <https://doi-org.ez350.periodicos.capes.gov.br/10.1093/forestry/cpad048>
- Silveira, M. J. Thomaz, S. M. 2019. Interspecific associations between *Hydrilla verticillata* and three dominant native genera of submerged macrophytes are taxa dependent. *Aquatic Sciences*, 81(1).
- Simberloff, D. E Rejmanek, M. 2011. *Encyclopedia of Biological invasions*. First edition. 792 p. ISBN: 9780520264212.
- Stohlgren TJ, Jarnevich C, Chong GW, Evangelista PH. 2006. Scale and plant invasions: a theory of biotic acceptance. *Preslia* 78:5–426.
- Sousa W. T. Z. 2011. *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae), a recente invader threatening Brazil's freshwater environments: a review of the extent of the problem. *Hydrobiologia* 669:1–20.
- Sousa, W. T. Z. Thomaz, S. M. Murphy, K. J. Silveira, M. J. Mormul, R. P. 2009. Environmental predictors of the occurrence of exotic *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle and native *Egeria najas* Planch. in a subtropical river floodplain: the Upper River Paraná, Brazil. *Hydrobiologia*, 632(1), 65–78.
- Sousa, W. T. Z. Thomaz, S. M. Murphy, K. J. 2010. Response of native *Egeria najas* Planch.

- and invasive *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle to altered hydroecological regime in a subtropical river. *Aquatic Botany*, 92(1), 40–48.
- Tan, X., Guo, X., Guo, W., Liu, S., Du, N. 2018. Invasive *Rhus typhina* invests more in height growth and traits associated with light acquisition than do native and non-invasive alien shrub species. *Trees* 32, 1103–1112, [https://doi-org.ez350.periodicos.capes.gov.br/10.1007/s00468-018-1698-8](https://doi.org/10.1007/s00468-018-1698-8)
- Taillardat Pierre, Thompson Benjamin S., Garneau Michelle, Trottier Karelle and Friess Daniel A. 2020. Climate change mitigation potential of wetlands and the cost-effectiveness of their restoration. *Interface Focus*. 102019012920190129. [http://doi-org.ez350.periodicos.capes.gov.br/10.1098/rsfs.2019.0129](http://doi.org/10.1098/rsfs.2019.0129)
- Tasker, S. J. L., Foggo, A., Bilton, D. T. 2022. Quantifying the ecological impacts of alien aquatic macrophytes: A global meta-analysis of effects on fish, macroinvertebrate and macrophyte assemblages. *Freshwater Biology*. 67:1847–1860. DOI: 10.1111/fwb.13985.
- Te Luo, Tingting Yang, Lu Wang, Ranran Wang, Yaqin Wang, Jing Yang, Zhou Tong, Feng Chen, Shanjun Wei, Pengfei Hei. 2023. Three-stage carbon release model during macrophyte decomposition. *Ecological Indicators*, Volume 147, 109956, ISSN 1470-160X, <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.109956>.
- Thiébaud, G. 2023. Impact of Mechanical Removal on the Regeneration and Colonization Abilities of the Alien Aquatic Macrophyte *Egeria densa*. *Life* 2023, 13, 2004. <https://doi.org/10.3390/life13102004>
- Thomaz, S.M. 2023. Ecosystem services provided by freshwater macrophytes. *Hidrobiologia* 850, 2757–2777. <https://doi-org.ez350.periodicos.capes.gov.br/10.1007/s10750-021-04739-y>
- Thomaz, S. M. 2002. Fatores ecológicos associados à colonização e ao desenvolvimento de macrófitas aquáticas e desafios de manejo. *Planta Daninha* 20: 21–33.
- Thomaz, S.M. Bini, L.M. 2003. Análise crítica dos estudos sobre macrófitas aquáticas desenvolvidos no Brasil. p. 19 – 38. *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*. Editora da Universidade Estadual de Maringá.
- 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 Oecologica*, 35(5), 614–620.
- Thomaz, S. M. Mormul, R. P. Michelan, T. S. 2014. Propagule pressure, invasibility of freshwater ecosystems by macrophytes and their ecological impacts: a review of tropical freshwater ecosystems. *Hydrobiologia*, 746(1), 39–59.
- Thomson, Hanna M. A1 - Davies, Morgan M. A1 - Lawn, Pippi T.E.S. A1 - Kushneryk, Katrina

- A1 - Brouard-John, Eleanor K. A1 - Nelson, Kyle R. A1 - Gerwing, Travis G. 2021. Spread of an Aquatic Invasive Plant, *Iris pseudacorus*, Following Replacement of a Hydraulic Structure. *Ecological Restoration* 39(4), 238-246. <https://muse.jhu.edu/pub/19/article/837064> N1
- Trindade, C. R. T. Landeiro, V. L. Schneck, F. 2018. Macrophyte functional groups elucidate the relative role of environmental and spatial factors on species richness and assemblage structure. *Hydrobiologia*.
- Trotta, G., Boscutti, F., Jamoneau, A., Decocq, G. & Chiarucci, A. 2023. There is room for everyone: Invasion credit cannot be inferred from the species–area relationship in fragmented forests. *Applied Vegetation Science*, 26, e12745. <https://doi-org.ez350.periodicos.capes.gov.br/10.1111/avsc.12745>
- Qiu, H., Liu, S., Zhang, Y., Li, J. 2021. Variation in height-diameter allometry of ponderosa pine along competition, climate, and species diversity gradients in the western United States. *Forest Ecology and Management*. Volume 497, 119477, ISSN 0378-1127, <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119477>
- Umaña, MN, Cao, M, Lin, L, Swenson, NG, Zhang, C. 2021. Trade-offs in above- and below-ground biomass allocation influencing seedling growth in a tropical forest. *J Ecol.* 109: 1184–1193. <https://doi-org.ez350.periodicos.capes.gov.br/10.1111/1365-2745.13543>
- Umetsu, C. A. Evangelista, H. B. A. Thomaz, S. M. 2012. Colonization, regeneration potential and growth rates of fragments of the exotic aquatic macrophyte *Hydrilla verticillata*. *Aquatic Biology*. v. 16, p. 197-202
- Valéry, L. Fritz, H. Lefeuvre, J. C. Simberloff, D. 2008. In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions*, 10(8), 1345–1351.
- Venables, W. N. and Ripley, B. D. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth edition. Springer.
- Vitti, S., Pellegrini, E., Casolo, V., Trotta, G., Boscutti, F. 2020. Contrasting responses of native and alien plant species to soil properties shed new light on the invasion of dune systems. *Journal of Plant Ecology*, Volume 13, Issue 6, December, Pages 667–675, <https://doi.org/10.1093/jpe/rtaa052>
- Weiner, J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(4), 207–215. doi:10.1078/1433-8319-00083
- Wood, K. A. O'Hare, M. T. McDonald, C. Searle, K. R. Daunt, F. Stillman, R. A. 2016. Herbivore regulation of plant abundance in aquatic ecosystems. *Biological Reviews*, 92(2), 1128–1141.
- Yannelli, F. 2021. Applying competition theory to ensure ecological restoration and prevent plant invasions. *Biodiversity*, 22, 1– 5.

- Yannelli, F. A., MacLaren, C., & Kollmann, J. 2020. Moving away from limiting similarity during restoration: Timing of arrival and native biomass are better proxies of invasion suppression in grassland communities. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 238.
- Yu, D., Wildhagen, H., Tylewicz, S., Miskolczi, P.C., Bhalerao, R.P. and Polle, A. 2019. Abscisic acid signalling mediates biomass trade-off and allocation in poplar. *New Phytol*, 223: 1192-1203. <https://doi-org.ez350.periodicos.capes.gov.br/10.1111/nph.15878>
- Zhu, G., Li, W., Zhang, M., Ni, L., Wang, S. 2012. Adaptation of submerged macrophytes to both water depth and flood intensity as revealed by their mechanical resistance. *Hydrobiologia* 696, 77–93. <https://doi-org.ez350.periodicos.capes.gov.br/10.1007/s10750-012-1185-y>

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nosso estudo demonstra um trade-off da *H. verticillata* em resposta à presença de espécies nativas. Em condições de competição interespecífica, a invasora alocou mais biomassa para as estruturas aquáticas, em detrimento das estruturas de fixação, absorção e armazenamento. Isso sugere que a presença das nativas influenciou diferencialmente o desenvolvimento da invasora que, de fato, reconheceu uma espécie competidora. Apesar da limitação na estrutura subterrânea, a maior biomassa aquática sob competição interespecífica pode promover vantagens competitivas à invasora quanto a obtenção de luz e propagação vegetativa. Durante o período do experimento (de seis meses), e sob condições ideais de luminosidade e nutrientes do substrato, a exótica manteve um aumento significativo de biomassa acima do sedimento, apesar da redução no crescimento das raízes (o que caracteriza o trade off). A continuidade desse padrão de crescimento poderia, eventualmente, impactar negativamente no espaço aquático disponível para as espécies nativas. Assim, a invasora poderia adquirir vantagens de disseminação vegetativa. No entanto, essa possível vantagem não é conclusiva. A redução das raízes da *H. verticillata* pode ter consequências em sua capacidade de fixação ao substrato e na obtenção de nutrientes, especialmente em ambientes mais desafiadores. Desta forma, esse balanço de vantagens e desvantagens promovidos pelo trade-off deve ser explorado em futuros estudos.

O sombreamento de 50%, utilizado nos experimentos de mesocosmo para evitar a proliferação de algas e o superaquecimento da água, também merece atenção. Essa escolha experimental, fundamentada na literatura, pode ter influência no desenvolvimento

de *H. verticillata* e das espécies nativas, o que sugere a necessidade de considerar seus possíveis efeitos na dinâmica competitiva entre as espécies. Assim, sugerimos que estudos futuros considerem diferentes níveis de sombreamento em experimentos de pequena escala em regiões tropicais, e suas possíveis interações com a dinâmica de crescimento das raízes, assim como avaliar o impacto de outros fatores abióticos (i.e. disponibilidade de nutrientes, variações de temperatura).

Apesar das considerações elencadas, acreditamos que nossas contribuições são relevantes na compreensão das interações competitivas de *H. verticillata* com nativas, abaixo e acima do substrato. Ao identificar que a *H. verticillata* aumenta a biomassa aquática, mas reduz o crescimento das raízes, sugere-se práticas de manejo que foquem na estrutura radicular. A remoção dos rametas pode oferecer resultados promissores, uma vez que o potencial de regeneração por estruturas radiculares pode estar comprometido pela biomassa significativamente reduzida. O estudo reafirma a importância de estratégias de manejo ambiental que considerem esses múltiplos fatores, bem como a necessidade de mais pesquisas que explorem as interações complexas entre espécies invasoras e nativas sob diferentes condições ecológicas.