

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)
autor(a), o texto completo desta tese
será disponibilizado somente a partir
de 19/08/2024.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP

CENTRO DE AQUICULTURA DA UNESP

**EFEITO DA SALINIDADE, TEMPERATURA E COMPETIÇÃO
INTERESPECÍFICA SOBRE A DISTRIBUIÇÃO DE TRÊS ESPÉCIES DE
MACRÓFITAS AQUÁTICAS TROPICAIS**

Rachel Santini Paulino

Bióloga

Jaboticabal, São Paulo

2022

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP

CENTRO DE AQUICULTURA DA UNESP

**EFEITO DA SALINIDADE, TEMPERATURA E COMPETIÇÃO
INTERESPECÍFICA SOBRE A DISTRIBUIÇÃO DE TRÊS ESPÉCIES DE
MACRÓFITAS AQUÁTICAS TROPICAIS**

Rachel Santini Paulino

Oreintador: Antonio Fernando Monteiro Camargo

Co-orientadora: Priscila Lupino Gratão

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Aquicultura, Centro de Aquicultura da UNESP-CAUNESP, como parte dos requisitos para obtenção do título de doutor.

Jaboticabal, São Paulo
2022

P328e Paulino, Rachel Santini
Efeito da salinidade, temperatura e competição interespecífica sobre a distribuição de três espécies de macrófitas aquáticas tropicais / Rachel Santini Paulino. -- Jaboticabal, 2022
87 p. : il. ; 29 cm

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Centro de Aquicultura, 2022
Orientador: Antonio Fernando Monteiro Camargo
Coorientadora: Priscila Lupino Gratão
Banca examinadora: Irineu Bianchini Junior, Rogério Falleiros Carvalho, Lucia Helena Sipaubá Tavares, Marcela Bianchessi da Cunha Santino

Bibliografia

1. Plantas aquáticas. 2. Ecossistemas aquáticos costeiros. 3. Estuários. 4. Estresse salino. 5. Mudanças climáticas. I. Título. II. Jaboticabal-Centro de Aquicultura.

CDU 639.3

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: Efeito da salinidade, temperatura e competição interespecífica sobre a distribuição de três espécies de macrófitas aquáticas tropicais

AUTORA: RACHEL SANTINI PAULINO

ORIENTADOR: ANTONIO FERNANDO MONTEIRO CAMARGO

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em AQUICULTURA, pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. ANTONIO FERNANDO MONTEIRO CAMARGO (Participação Virtual)
Departamento de Ecologia / IB/Unesp, Rio Claro-SP



Prof. Dr. IRINEU BIANCHINI JUNIOR (Participação Virtual)
Departamento de Hidrobiologia / Universidade Federal de São Carlos - UFSCar, São Carlos-SP




Profa. Dra. LÚCIA HELENA SIPAUBÁ TAVARES (Participação Virtual)
Laboratório de Limnologia / Centro de Aquicultura da UNESP, Jaboticabal-SP

Prof. Dr. ROGÉRIO FALLEIROS CARVALHO (Participação Virtual)
Departamento de Biologia / FCAV/Unesp, Jaboticabal-SP



Profa. Dra. MARCELA BIANCHESSI DA CUNHA SANTINO (Participação Virtual)
Departamento de Hidrobiologia, Universidade Federal de São Carlos, Ufscar, São Carlos-SP



Jaboticabal, 19 de agosto de 2022

*“Talvez não tenha conseguido fazer o melhor, mas lutei para que o melhor fosse feito.
Não sou o que deveria ser, mas Graças a Deus, não sou
o que era antes”.*

(Marthin Luther King)

AGRADECIMENTOS

A Deus, pela minha saúde e de minha família, permitindo que eu sempre pudesse me manter focada neste projeto.

Ao meu orientador Prof. Dr. Antônio, que mesmo a distância sempre esteve presente. Agradeço por todos os ensinamentos, gentileza, paciência durante as correções e por ser um profissional exemplar.

À minha co-orientadora Profa. Dra. Priscila por todo carinho, amizade e por toda ajuda dedicada nas análises do estresse.

A Dra. Laís Samira Nunes, pela parceria no desenvolvimento do experimento, por todo o ensinamento a respeito da metodologia do projeto. Também agradeço imensamente pela amizade construída neste período e, principalmente, por me acolher tantas vezes em sua casa. Com certeza foram estas gentilezas que possibilitaram o desenvolvimento desta tese.

Ao professor Ramiro O. Bustamante e sua aluna Estefany Goncalves, em nome da Universidad de Chile (UCHile), por colaborar com a realização dessa tese.

Aos técnicos de laboratório Carlos Fernando Sanches e Sônia Maria R. Carregari por todo apoio em campo e nas análises laboratoriais, além da amizade, ensinamentos e profissionalismo que levarei para sempre.

À minha amada família que sempre esteve torcendo pelo meu sucesso, mesmo que isso me levasse para longe.

Ao meu marido Baltasar que me apoiou de inúmeras formas. Obrigada pelo amor, amizade e paciência que sempre me dedica.

À Silvana, Baltasar Filho, Carol e Dona Maria, sendo minha família aqui. Obrigada por todo apoio, amizade e carinho que sempre me dedicam.

Ao programa de Pós Graduação do CAUNESP, pela oportunidade de realizar meu projeto de doutorado.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

APRESENTAÇÃO

Trajetória de elaboração do projeto de pesquisa e de desenvolvimento da tese

Sou graduada em ciências biológicas e no meu último ano de faculdade comecei a acompanhar um mestrando no laboratório de Fisiologia Vegetal, minha intenção, naquele momento, era conhecer uma área da biologia voltada para fisiologia de plantas. Neste laboratório tive meu primeiro contato com estresse oxidativo de plantas cultivadas, no entanto, buscava uma linha de pesquisa mais focada em ecologia. Conheci o Programa de Pós-graduação em Aquicultura da UNESP (CAUNESP) e a linha de pesquisa com macrófitas aquáticas, sendo o Prof. Dr. Antonio um dos responsáveis por essa linha pesquisa, que me aceitou prontamente como aluna. Em 2016, após ingressar no mestrado pelo programa do CAUNESP tivemos nossa primeira reunião. O professor explicou que estava desenvolvendo um projeto referente à distribuição de *S. alterniflora* e *C. americanum* no estuário do rio Itanhaém. Decidimos unir a área do estresse oxidativo de plantas com ecologia de macrófitas aquáticas. Então, o professor sugeriu um projeto que avaliasse a resposta bioquímica de *S. alterniflora* e *C. americanum* no estuário, o que complementaria o projeto em andamento. Foi a partir disso que a linha de pesquisa com estresse oxidativo de espécies estuarinas foi criada. Assim, no mestrado, nós desenvolvemos um experimento de campo para avaliar o estresse oxidativo de *S. alterniflora* e *C. americanum* que estão distribuídas no gradiente de salinidade e disponibilidade de nutrientes. Os resultados deste experimento foram bem interessantes, mas algumas questões ainda ficaram sem respostas, como qual seria o efeito isolado da salinidade na distribuição destas espécies?

Em 2018, com a possibilidade da seleção contínua no doutorado, nós elaboramos o projeto de doutorado. A ideia inicial foi de realizar um experimento manipulativo em casa de vegetação. Assim, poderíamos controlar a variável de interesse que, no caso, seria a salinidade. A partir disso, elaboramos um projeto de pesquisa intitulado de “Distribuição de macrófitas aquáticas: crescimento e estresse oxidativo de duas espécies nativas presentes no gradiente de salinidade”. Inicialmente nosso projeto foi composto apenas pelo primeiro capítulo, com as espécies *S. alterniflora* e *C. americanum*. No entanto, após algumas viagens de campo para o estuário (Itanhaém/SP), observei que no alto estuário (região de maior salinidade) ocorria a distribuição de uma espécie exótica invasora com grande potencial de expansão. Esta espécie forma densos tapetes flutuantes, e isso, impossibilitava nossa passagem com o

barco. Com as observações realizadas me questionei se esta espécie conseguiria invadir áreas do médio (salinidade intermediária) e baixo estuário (maior salinidade). Dessa forma, após o experimento com *S. alterniflora* e *C. americanum* nós iniciamos o experimento com *Urochloa arrecta*, seguindo a mesma metodologia do primeiro capítulo. Tivemos sucesso na pesquisa e publicamos um artigo na revista Hydrobiologia com o título “Evaluation of growth and oxidative stress as indicative of salinity tolerance by the invasive tropical aquatic macrophyte tanner grass”. Foi durante a pandemia (COVID-19) que mais me dediquei à escrita deste segundo capítulo, porém, continuamos curiosos para compreender melhor a capacidade de invasão desta espécie. Ao pesquisar mais sobre a distribuição de espécies exóticas invasoras, encontrei que o uso de modelos de distribuição poderia ser uma ferramenta ideal para estimar a capacidade de invasão de *U. arrecta* em escala regional, mas também global. Dessa forma, entrei em contato com o professor Ramiro O. Bustamante que prontamente aceitou a colaboração. Este professor desenvolve projetos com o uso de modelo de distribuição com espécies de plantas exóticas invasoras no Laboratorio de Ecología Geográfica, Instituto de Ecología y Biodiversidad da Universidad de Chile. Essa parceria foi realizada durante a pandemia. Assim o terceiro capítulo desta tese foi desenvolvido com o título “Implicações das mudanças climáticas na distribuição global do capim aquático invasor”. Embora esta pesquisa seja inovadora, trabalhar com uma metodologia nova e remotamente foi muito desafiador.

Durante meu doutorado pude testar meus limites, encontrar soluções para os problemas que inevitavelmente apareceram, tornando-me cada vez mais responsável e confiante no trabalho a ser desenvolvido.

Resumo: *Crinum americanum* e *Spartina alterniflora* são as espécies nativas mais frequentes presentes no gradiente de salinidade presente em um estuário do sudeste do Brasil, enquanto que *Urochloa arrecta* é a espécie exótica invasora mais abundante na região de água doce neste estuário, mas também de outros ecossistemas aquáticos. Avaliamos os efeitos da salinidade no crescimento (ganho de biomassa), teor de nitrogênio total (NT) na biomassa do vegetal e no estresse oxidativo (peróxido de hidrogênio e malondialdeído) das três espécies distribuídas no estuário, além de estimar as implicações do aumento da temperatura (mudanças climáticas) na adequabilidade climática de *U. arrecta* em uma escala global. Para isso, nós dividimos a tese em três capítulos. No capítulo I nós desenvolvemos um experimento com dois fatores que foram constituídos por 3 culturas (monocultura de *S. alterniflora*, monocultura de *C. americanum* e cultura mista com às duas espécies), 3 salinidades (0, 20 e 30 ppt) e 5 réplicas, totalizando 45 unidades experimentais. O teor de NT foi semelhante em todas as unidades experimentais. Nós encontramos que a salinidade não afetou o crescimento das culturas de *S. alterniflora*, porém a monocultura em salinidade de 0 ppt foi mais estressante para a espécie em relação a cultura mista (na mesma salinidade). Na monocultura de *S. alterniflora* (0 ppt), o teor de nitrogênio total (fração emergente) foi menor e o estresse oxidativo (fração subterrânea) maior. Em *C. americanum*, no geral, a competição reduziu o teor de nitrogênio total (fração emergente) nas salinidades e promoveu maior estresse oxidativo (fração subterrânea) em 20 e 30 ppt. No entanto, o crescimento (ganho de biomassa emergente) foi reduzido apenas em 30 ppt. Nós concluímos que o tratamento na ausência de salinidade foi mais estressante para a monocultura de *S. alterniflora*. Porém, como o crescimento da espécie não foi reduzido, indicado que o estresse foi leve é possível que ausência da espécie em alto estuário esteja relacionada com as características do sedimento natural. O maior estresse de *C. americanum* em maior salinidade provavelmente se deve a menor habilidade competitiva da espécie nesta salinidade, reduzindo sua aptidão em combater os efeitos do estresse oxidativo neste tratamento. Isto explicaria a ausência de *C. americanum* na região do baixo estuário. No capítulo II nós desenvolvemos um experimento de um fator que foi constituído por 1 cultura (monocultura de *U. arrecta*), 3 salinidades (0, 20 e 30 ppt) e 5 réplicas, totalizando 15 unidades experimentais. O teor NT foi semelhante em todas as unidades experimentais. Nós encontramos que o crescimento da parte emergente de *U. arrecta* foi reduzido com o aumento da salinidade, mas o estresse oxidativo só foi maior em 30 ppt. Nós concluímos que a espécie provavelmente

apresenta ajustes fisiológicos que permitem sua sobrevivência em salinidade intermediária no estuário. No capítulo III nós utilizamos dados de distribuição global de *U. arrecta* e de variáveis bioclimáticas na projeção histórica e futura (2080) e aplicamos em um modelo de distribuição de espécies. Nós encontramos que as variáveis climáticas de temperatura foram as variáveis mais importantes para estimar a adequabilidade climática da espécie nas projeções estudadas. Nós concluímos que as áreas úmidas de clima quente (clima tropical) estão mais susceptíveis a invasão da espécie no contexto do aumento da temperatura devido as mudanças climáticas.

Palavras-chave: *Crinum americanum*, *Spartina alterniflora*, *Urochloa arrecta*, estresse salino, mudanças climáticas.

Abstract: *Crinum americanum* and *Spartina alterniflora* are the most frequent native species present in the salinity gradient present in an estuary in southeastern Brazil, while *Urochloa arrecta* is the most abundant invasive species in the freshwater region of this estuary, but also in other aquatic ecosystems. We evaluated the effects of salinity on growth (biomass gain), total nitrogen content in plant biomass and oxidative stress (hydrogen peroxide and malondialdehyde) of the three species distributed in the estuary, in addition to estimating the implications of the increase in temperature (climate change) on the climate suitability of *U. arrecta* on a global scale. For this, we divided the thesis into three chapters. In the chapter I we developed an experiment with two factors that consisted of 3 cultures (monoculture of *S. alterniflora*, monoculture of *C. americanum* and mixed culture with both species), 3 salinities (0, 20 and 30 ppt) and 5 replicates, totaling 45 experimental units. Nutrient concentrations were similar in all experimental units. We found that salinity and cultures did not affect the growth of *S. alterniflora*, but monoculture at 0 ppt salinity was more stressful for the species than mixed culture (at the same salinity). In the monoculture of *S. alterniflora* (0 ppt), the total nitrogen content (emergent fraction) was lower and the oxidative stress (underground fraction) was higher. In *C. americanum*, in general, competition reduced the total nitrogen content (emergent fraction) in salinities and promoted higher oxidative stress (underground fraction) at 20 and 30 ppt. However, growth (emerging biomass gain) was reduced by only 30 ppt. We concluded that treatment in the absence of salt was more stressful for the monoculture of *S. alterniflora*. However, as the growth of the species was not reduced, indicating that the stress was light, it is possible that the

absence of the species in the high estuary is related to the characteristics of the natural sediment. The greater stress of *C. americanum* in high salinity is probably due to the lower competitive capacity of the species in high salinity, reducing its ability to combat the effects of oxidative stress in this treatment. This would explain the absence of *C. americanum* in the lower estuary region. In the chapter II we developed a one-factor experiment that consisted of 1 culture (monoculture of *U. arrecta*), 3 salinities (0, 20 and 30 ppt) and 5 replicates, totaling 15 experimental units. Nutrient concentrations were similar in all experimental units. We found that emergent growth of *U. arrecta* was reduced with increasing salinity, but oxidative stress was only greater at 30 ppt. We conclude that the species probably presents physiological adjustments that allow its survival in intermediate salinity in the estuary. In the chapter III we used data from the global distribution of *U. arrecta* and from bioclimatic variables in the historical and future projection (2080) and applied it to a species distribution model. We found that the climatic variables of temperature were the most important variables to estimate the environmental suitability of the species in the projections studied. We conclude that humid areas with a warm climate (tropical climate) are more susceptible to invasion by the species in a context of global warming.

Keywords: *Crinum americanum*, *Spartina alterniflora*, *Urochloa arrecta*, saline stress, climate change.

INTRODUÇÃO GERAL

As macrófitas aquáticas são amplamente distribuídas em diversos ecossistemas do planeta, possuem grande diversidade filogenética, taxonômica e, em sua maioria, são pertencentes a um grupo de vegetais terrestres que foram, ao longo do processo evolutivo, retornando ao ambiente aquático (THOMAZ; CUNHA, 2010). No decorrer deste processo evolutivo, algumas espécies, adaptaram-se aos ambientes salobros e conquistaram os ecossistemas costeiros (estuários). As espécies localizadas nestes ecossistemas estão distribuídas de acordo com gradientes ambientais que se formam através da disponibilidade de nutrientes, tipo de sedimento, velocidade de corrente, nível de água e salinidade (RIBEIRO *et al.*, 2009; CANCIAN, 2011). Estes são fatores que geralmente determinam os padrões de distribuição das macrófitas, pois proporcionam diferentes características habitats para a ocupação da vegetação aquática (BARENDREGT; BIO, 2003; BEGON *et al.*, 2007). As comunidades de macrófitas aquáticas também são afetadas por interações biológicas, como competição e herbivoria (CRAIN *et al.*, 2004; NUNES; CAMARGO, 2018). Além disso, a introdução de espécies exóticas de macrófitas aquáticas pode ser um fator importante para a estrutura e dinâmica destas comunidades, visto que estas espécies podem se tornar invasoras. Espécies invasoras frequentemente promovem a homogeneização de habitats, reduzindo a diversidade de espécies de macrófitas nativas (AMORIM *et al.*, 2015; THOMAZ *et al.*, 2015).

Dentre os fatores ambientais, a salinidade é uma variável limitante para o crescimento e a produtividade das plantas (ESTEVES; SUZUKI, 2009; UDDIN; URAIMI, 2013; PARIHAR *et al.*, 2015), pois tende a afetar negativamente mesmo espécies tolerantes a salinidade (CRAIN *et al.*, 2004; GUO; PENNINGS, 2012; KOYRO *et al.*, 2013). Sob o efeito da salinidade, as plantas podem sofrer estresse abiótico e ter alguns dos seus processos bioquímicos e metabólicos alterados, o que pode levar ao estresse oxidativo e redução na absorção de nutrientes (KOYRO *et al.*, 2013; CHEN *et al.*, 2019).

Evolutivamente o estresse oxidativo nos organismos aeróbios se iniciou com a respiração celular devido ao acúmulo de oxigênio molecular (O₂) na atmosfera da Terra. Durante a respiração aeróbica, estes organismos passaram a utilizar o O₂ comoceptor final de elétrons, proporcionando assim um rendimento de energia maior em

comparação com a fermentação e respiração anaeróbica (SCANDALIOS, 1993). Assim, no metabolismo celular, mais precisamente na mitocôndria, cloroplastos e peroxissomos (BHATTACHARJEE, 2010; KARUPPANAPANDIAN *et al.*, 2011), durante a redução de O_2 à água (H_2O) pode haver transferência de elétrons para O_2 , formando as espécies reativas de oxigênio (ERO), como os radicais superóxidos ($O_2^{\bullet-}$), hidroxila ($OH^{\bullet}$) e o peróxido de hidrogênio (H_2O_2) (BARREIROS *et al.*, 2006). Para controlar a produção exacerbada de ERO a planta conta com o mecanismo antioxidante enzimático e não-enzimático que atuam para impedir que ocorram danos mais severos à célula vegetal (GRATÃO *et al.*, 2005; HAFSI *et al.*, 2010; CARVALHO *et al.*, 2010). Sob condições mais intensas de estresse, a taxa de geração de EROs pode exceder o potencial de eliminação do sistema de defesa celular, resultando em estresse oxidativo e danos celulares (AHANGER *et al.*, 2017). Assim, o estresse oxidativo é um importante indicador de estresse salino, visto que a planta sob efeito de salinidade pode aumentar a produção de ERO (KOYRO *et al.*, 2013; GIL *et al.*, 2020).

Dentre as EROs, o H_2O_2 é muito importante, porque em níveis não tóxicos à célula pode atuar como um importante sinalizador no metabolismo de defesa celular (GILL; TUTEJA, 2010; HUSSAIN *et al.*, 2015; FOYER *et al.*, 2017) e assemelha-se aos fitormônios (ČERNÝ *et al.*, 2018). No entanto, embora o H_2O_2 seja pouco reativo frente às moléculas orgânicas, a sua transformação no radical $OH^{\bullet}$ é tóxico à célula e pode conseguir transpor e desintegrar as membranas celulares resultando na formação de pequenos fragmentos, como, por exemplo, o malondialdeído (MDA) que é um indicativo de peroxidação lipídica, levando a degradação celular, desnaturação de proteínas, danos ao DNA e morte celular (BARREIROS *et al.*, 2006; GARG e MANCHANDA, 2009; HALLIWEL; GUTTERIDGE, 2015; ČERNÝ *et al.*, 2018). Assim, durante o estresse salino pode ser observado uma relação entre o acúmulo de H_2O_2 na célula com a produção de MDA em vegetais (KOYRO *et al.*, 2013; PARIHAR *et al.*, 2015; Gil *et al.*, 2020).

Nas folhas, o aumento das concentrações de H_2O_2 , durante o estresse salino, geralmente é devido à redução do potencial hídrico causando o fechamento estomático e a diminuição da taxa fotossintética (PARIDA; DAS, 2005; AHMAD *et al.*, 2009; KOYRO *et al.*, 2012). Nas raízes, a deficiência de oxigênio devido ao estresse salino leva à respiração anaeróbica e à produção e acúmulo de metabólitos como etanol, lactato e H_2O_2 (CRAWFORD; BRAENDLE, 1996; LI *et al.*, 2019). O estresse salino também tende a reduzir a absorção de água e nutrientes pelas raízes levando à menor

incorporação de nutrientes pelas plantas (HOULE *et al.*, 2001; ROGERS *et al.*, 2003) o que, consequentemente, pode afetar seu mecanismo antioxidante (BROADLEY *et al.*, 2007; HIPPLER *et al.*, 2015).

Diante disso, o fator salinidade e, por consequência, a disponibilidade de nutrientes influenciam a distribuição espacial e as interações entre espécies de macrófitas aquáticas nos ecossistemas costeiros (RIBEIRO *et al.*, 2011; NUNES; CAMARGO, 2018; NUNES *et al.*, 2019). Nesse sentido, é provável que esta dinâmica entre salinidade e disponibilidade de nutrientes também tenha papel importante na composição de comunidade de plantas emergentes frente às mudanças climáticas.

O termo “mudança climática” se refere à variação do clima em escala global ou dos climas regionais da Terra ao longo do tempo, afetando o equilíbrio de sistemas e ecossistemas já estabelecidos por muito tempo. Estas variações dizem respeito a mudanças de temperatura, precipitação, entre outros fenômenos climáticos em relação às médias históricas. A mudança climática pode ser causada por processos naturais, e realmente no passado da Terra houve variações importantes no clima, como, por exemplo, os períodos glaciais. Contudo, a mudança recente tem sua causa nas atividades humanas, principalmente pela elevação da temperatura que é resultante da liberação de gases causadores do efeito estufa (IPCC, 2021). Atualmente, os ecossistemas costeiros e suas comunidades biológicas vêm se destacando pelo cenário de mudanças climáticas, principalmente pela elevação do nível do mar (SIMAS *et al.*, 2001). Nas últimas décadas foi estimado que os níveis globais do mar aumentaram em 3,2 mm por ano (CHURCH; WHITE, 2011) e podem ultrapassar 1 metro até 2100 (IPCC, 2021). Como consequências disso, nos estuários são esperadas alterações nas frequências de inundação, provocando maior intrusão salina, entre outros impactos. Os efeitos combinados das mudanças na salinidade e inundações de maré alteram o ambiente biogeoquímico de solos de zonas úmidas, aumentando a concentração de íons de sal, disponibilidade de nutrientes, tornando a região de mangue tóxica às plantas (HUGHES *et al.*, 2012; DERKSEN-HOOIJBERG, 2019)

No estuário do rio Itanhaém (sudeste do Brasil) há um marcado gradiente longitudinal de salinidade, sendo a disponibilidade de nutrientes no sedimento, maior no médio estuário (salinidade intermediária), seguidas pelo baixo estuário (menor salinidade) e alto estuário (maior salinidade) (NUNES; CAMARGO, 2018). Neste estuário, as macrófitas aquáticas emergentes *Crinum americanum* L. (Amaryllidaceae) e *Spartina alterniflora* Loisel (Poaceae) são as espécies nativas mais abundantes e

frequentes. *C. americanum* ocorre em bancos monoespecíficos em áreas de alto estuário, *S. alterniflora* ocorre em bancos monoespecíficos no baixo estuário, e no médio estuário estas duas espécies formam bancos mistos. Nunes e Camargo (2018) sugeriram que a ausência de *S. alterniflora* em alto estuário do rio Itanhaém se deve ao estresse abiótico (principalmente devido à menor disponibilidade de nutrientes e menor salinidade), e que a ausência de *C. americanum* em baixo estuário é resultado da competição com *S. alterniflora*.

Crinum americanum e *S. alterniflora*, entre outras espécies de macrófitas aquáticas, exercem um papel importante na dinâmica dos ecossistemas aquáticos, pois são fundamentais na ciclagem de nutrientes, nas cadeias tróficas, aumentam a complexidade estrutural de habitats e a diversidade biológica, fornecendo *habitat* para diversas espécies de animais aquáticos (SCREMIN-DIAS *et al.*, 1999; THOMAZ; ESTEVES, 2011). Em particular, *S. alterniflora* também é uma espécie bioengenhreira que pode ser utilizada na recuperação de ambientes de marismas e manguezais degradados por atividades antrópicas (MENDONÇA; COSTA, 2008), bem como no controle da ação erosiva do mar e na estabilização de sedimentos dragados depositados em regiões estuarinas e costeiras (AZEVEDO *et al.*, 2016).

A distribuição destas espécies, dentre outras nativas, pode ser afetada com a introdução de uma espécie exótica que pode alterar a estrutura do habitat, bem como o fluxo de energia e matéria, comprometendo as comunidades em equilíbrio nos ecossistemas costeiros (ERVIN; WETZEL, 2002; ERIKSSON *et al.*, 2006). Nas últimas décadas, a introdução do capim aquático *Urochloa arrecta* (Hack. Ex. Durand & Schinz) Morrone & Zuloag (Poacea) tem sido relacionada com a perda de biodiversidade de comunidades subtropicais (GALVANESE *et al.*, 2022). Nos ecossistemas brasileiros *U. arrecta* foi introduzida como pastagens e em regiões alagadas tem afetado negativamente os ambientes aquáticos (POTT *et al.*, 2011). Esta espécie exótica é um capim aquático perene, que possui raízes fixas na margem e se distribuem formando grandes tapetes flutuantes na superfície da água (MICHELAN *et al.*, 2010). *U. arrecta* possui alto potencial de regeneração e têm demonstrado alto potencial competitivo para com espécies emergentes, apresentando efeitos negativos sobre a riqueza de espécies nativas e sobre a diversidade funcional (MICHELAN *et al.*, 2010; AMORIM *et al.*, 2015; GALVANESE *et al.*, 2022). Além disso, esta espécie possui crescimento e alocação de recursos, como os nutrientes, relativamente altos em comparação às demais espécies pertencentes ao gênero (BIANCO *et al.*, 2015).

A distribuição de *U. arrecta* em regiões alagadas de água doce foi registrada no bioma amazônico (FARES *et al.*, 2020), pantanal (POTT; POTT 2011) e mata atlântica (NUNES *et al.*, 2019; BORA *et al.*, 2020). Neste último bioma, a distribuição da espécie ocorre em rios de região litorânea, e no estuário do rio Itanhaém a espécie ocorre em locais exclusivos de água doce na área do alto estuário. No entanto, recentemente Bora *et al.* (2020) observaram bancos desta espécie em região com salinidade intermediária no estuário do rio Guaraguaçu (sul do Brasil).

Sendo assim, o conhecimento da distribuição geográfica de uma espécie exótica invasora é fundamental para embasar estudos que visam identificar áreas que estão mais ameaçadas. Tendo em vista essa problemática, os métodos de Modelagem de Distribuição de Espécies (MDE) surgiram como uma grande contribuição para os estudos na área da ecologia. Os MDEs nos permitem fazer uma modelagem preditiva de distribuição de espécies, que através de dados catalogados de distribuição geográfica da espécie e das variáveis de clima histórico e futuro nos permite estimar a adequabilidade ambiental da espécie em um determinado ano e condição climática. Dessa forma, a adequabilidade climática pode ser estimada com base nas condições climáticas do cenário histórico ou projetada para décadas futuras (PAGLIA *et al.*, 2012).

Assim, compreender os fatores que conferem sucesso na adaptação/distribuição das macrófitas aquáticas nativas *S. alterniflora*, *C. americanum* e da espécie exótica invasora *U. arrecta* também é compreender o ambiente em que elas estão inseridas. Desse modo, esta tese de doutorado teve como objetivo geral estudar o efeito da salinidade em três espécies de macrófitas aquáticas distribuídas em um estuário de região neotropical e identificar as áreas de maior adequabilidade climática de *U. arrecta* projetada para o ano 2080 frente as mudanças climáticas. Para isso, levantamos os seguintes questionamentos:

- i) Quais são os efeitos da salinidade sobre o crescimento, teor de nitrogênio na biomassa vegetal e promoção do estresse oxidativo em monocultura e cultura mista de *S. alterniflora* e *C. americanum*?
- ii) Quais são os efeitos da salinidade sobre o crescimento, teor de nutrientes na biomassa vegetal e promoção do estresse oxidativo em *U. arrecta*?
- iii) Quais serão os efeitos do aumento da temperatura na distribuição global de *U. arrecta*?

Para melhor compreensão destes temas nós dividimos esta tese em três capítulos:

- Capítulo 1. Como a distribuição de macrófitas emergentes de região estuarina pode ser explicada pelo crescimento e estresse oxidativo.
- Capítulo 2. Avaliação do crescimento e estresse oxidativo como indicativos de tolerância à salinidade pela macrófita aquática tropical invasora (Evaluation of growth and oxidative stress as indicative of salinity tolerance by the invasive tropical aquatic macrophyte tanner grass). Este capítulo foi formatado (principalmente citações e lista de referências) conforme as normas específicas da *Hydrobiologia* para qual foi publicado (doi.org/10.1007/s10750-021-04787-4).
- Capítulo 3. Implicações do aumento de temperatura na distribuição global do capim aquático invasor *Urochloa arrecta*.

Acknowledgment

We thank Carlos Fernando Sanches, Sonia Maria R. Carregari and Baltasar Fernandes Garcia Neto for all assistance with the experiment and analysis.

Funding

This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brazil (CAPES) – Finance Code 001.

References

- Ahanger, M. A., N. S. Tomar, M. Tittal, S. Argal & R. M. Agarwal, 2017. Plant growth under water/salt stress: ROS production; antioxidants and significance of added potassium under such conditions. *Physiology and Molecular Biology of Plants* 23: 731–744.
- Alexieva, V., I. Sergiev, S. Mapelli & E. Karanov, 2001. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. *Plant, Cell and Environment* 24: 1337–1344.
- Allen, S. E., H. M. Grimshaw, J. A. Parkinson & C. Quarmby, 1974. Chemical analysis of ecological materials. Blackwell, Oxford.
- Alves, R. M. A., M. B. Albuquerque & L. G. Barbosa, 2017. Status of the invasion of a Poaceae species in tropical semiarid reservoirs. *Planta Daninha* 35: 1–8.
- Amorim, S. R., C. A. Umetsu, D. Toledo & A. F. M. Camargo, 2015. Effects of a non

native species of Poaceae on aquatic macrophyte community composition: A comparison with a native species. *Journal of Aquatic Plant Management* 53: 191–196.

Atia, A., A. Debez, M. Rabhi, Z. Barhoumi, C. C. Haouari, H. Gouia, C. Abdelly & A. Smaoui, 2019. Salt Tolerance and Potential Uses for Saline Agriculture of Halophytes from the Poaceae. 223–237.

Ball, M. C., 1996. Comparative Ecophysiology of Mangrove Forest and Tropical Lowland Moist Rainforest. *Tropical Forest Plant Ecophysiology* 461–462.

Barreiros, A. L. B. S., J. M. David & J. P. David, 2006. Estresse oxidativo: Relação entre geração de espécies reativas e defesa do organismo. *Quimica Nova* 29: 113–123.

Bora, L. S., S. M. Thomaz & A. A. Padial, 2020. Evidence of rapid evolution of an invasive poaceae in response to salinity. *Aquatic Sciences* 82: 1-16.

Callaway, J. C., V.T. Parker, M. C. Vasey & L. M. Schile, 2007. Emerging issues for the restoration of tidal marsh ecosystems in the context of predicted climate change. *BioOne* 54: 234-248.

Carniatto, N., S. M. Thomaz, E. R. Cunha, R. Fugi & R. R. Ota, 2013. Effects of an invasive alien Poaceae on aquatic macrophytes and fish communities in a neotropical reservoir. *Biotropica* 45: 747–754.

Carvalho, R. F., V. Quecini & L. E. P. Peres, 2010. Hormonal modulation of photomorphogenesis-controlled anthocyanin accumulation in tomato (*Solanum lycopersicum* L. cv Micro-Tom) hypocotyls: Physiological and genetic studies. *Plant Science* 178: 258–264.

Céccoli, G., J. Ramos, V. Pilatti, I. Dellaferrera & J. C. Tivano, 2015. Salt Glands in the Poaceae Family and Their Relationship to Salinity Tolerance. *The Botanical Review*, 81: 162-178.

Coetzee, J. A., 2014. Water hyacinth, *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae), reduces benthic macroinvertebrate diversity in a protected subtropical lake in South Africa. *Biodiversity and Conservation* 23: 1319–1330.

Crain, C. M., 2007. Shifting nutrient limitation and eutrophication effects in marsh vegetation across estuarine salinity gradients. *Estuaries and Coasts* 30: 26–34.

Crain, C. M., B. R. Silliman, S. L. Bertness & M. D. Bertness, 2004. Physical and biotic drivers of plant distribution across estuarine salinity gradients. *Ecology* 85: 2539–2549.

Cram, J. W., P. G. Torr & D. A. Rose, 2002. Salt allocation during leaf development and leaf fall in mangroves. *Trees - Structure and Function* 16: 112–119.

Deegan, B. M., S. D. White & G. G. Ganf, 2007. The influence of water level fluctuations on the growth of four emergent macrophyte species. *Aquatic Botany* 86: 309–315.

Engels, J. G. & K. Jensen, 2010. Role of biotic interactions and physical factors in determining the distribution of marsh species along an estuarine salinity gradient. *Oikos* 119: 679–685.

- Esteves, B. S. & M. S. Suzuki, 2009. Efeito da salinidade sobre as plantas. *Oecologia Australis* 12: 662–679.
- Ferreira, J. P. R., G. Hassemer & R. Trevisan, 2017. Aquatic macrophyte flora of coastal lakes in Santa Catarina, southern Brazil. *Iheringia - Serie Botanica* 72: 409–419.
- Flora do Brasil, 2020. Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>
- Flowers, T. J. & T. D. Colmer, 2008. Salinity tolerance in halophytes 179: 945–963.
- Flowers, T. J., R. Munns & T. D. Colmer, 2015. Sodium chloride toxicity and the cellular basis of salt tolerance in halophytes. *Annals of Botany* 115: 419–431.
- Foyer, C. H. & G. Noctor, 2005. Redox homeostasis and antioxidant signaling: A metabolic interface between stress perception and physiological responses. *Plant Cell* 17: 1866–1875.
- Foyer, C. H. & G. Noctor, 2013. Redox Signaling in Plants. *Antioxidants & Redox Signaling* 18: 2087–2090.
- Foyer, C. H., A.V. Ruban & G. Noctor, 2017. Viewing oxidative stress through the lens of oxidative signalling rather than damage. *Biochemical Journal* 474: 877–883.
- Garg, N. & G. Manchanda, 2009. ROS generation in plants: Boon or bane? *Plant Biosystems* 143: 81–96.
- Gil, L., X. Capó, S. Tejada, G. Mateu-Vicens, P. Ferriol, S. Pinya & A. Sureda, 2020. Salt variation induces oxidative stress response in aquatic macrophytes: The case of the Eurasian water-milfoil *Myriophyllum spicatum* L. (Saxifragales: Haloragaceae). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 239: 1–6.
- Gill, S. S. & N. Tuteja, 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry* 48: 909–930.
- Gratão, P. L., C. C. Monteiro, R. F. Carvalho, T. Tezotto, F. A. Piotto, L. E. P. Peres & R. A. Azevedo, 2012. Biochemical dissection of diageotropica and Never ripe tomato mutants to Cd-stressful conditions. *Plant Physiology and Biochemistry Elsevier Masson SAS* 56: 79–96.
- Gratão, P. L., A. Polle, P. J. Lea & R. A. Azevedo, 2005. Making the life of heavy metal-stressed plants a little easier. *Functional Plant Biology* 32: 481.
- Hafsi, C., M. C. Romero-Puertas, D. K. Gupta, L. A. del Río, L. M. Sandalio & C. Abdelly, 2010. Moderate salinity enhances the antioxidative response in the halophyte *Hordeum maritimum* L. under potassium deficiency. *Environmental and Experimental Botany* 69: 129–136.
- Halliwell, B. & J. M. Gutteridge, 2015. No Free radicals in biology and medicine. Oxford University Press, USA.
- Heath, R. L. & L. Packe, 1968. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of Biochemistry and Biophysics*

125, 189–198.

Hoagland, D. C. & D. I. Arnon, 1950. The water culture method for growing plant without soil. California Agricultural Experiment. Circular 337. The College of Agriculture University of California. Berkeley.

Houle, G., L. Morel, C. E. Reynolds & J. Siegel, 2001. The Effect of Salinity on Different Developmental Stages of an Endemic Annual Plant, *Aster laurentianus* (Asteraceae). Botanical Society of America 88: 62–67.

Houston, W. A. & L. J. Duivenvoorden, 2002. Replacement of littoral native vegetation with the ponded pasture grass *Hymenachne amplexicaulis*: effects on plant, macroinvertebrate and fish biodiversity of backwaters in the Fitzroy River, Central Queensland, Australia. Marine and Freshwater Research 53: 1235–1244.

Hussain, T., H. W. Koyro, B. Huchzermeyer & M. A. Khan, 2015. Eco-physiological adaptations of *Panicum antidotale* to hyperosmotic salinity: Water and ion relations and anti-oxidant feedback. Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants 121: 30–37.

IPCC, 2021: Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University Press. In Press.

Koyro, H. W., T. Hussain, B. Huchzermeyer & M. A. Khan, 2013. Photosynthetic and growth responses of a perennial halophytic grass *Panicum turgidum* to increasing NaCl concentrations. Environmental and Experimental Botany 91: 22–29.

Krauss, K. W., C. E. Lovelock, K. L. McKee, L. López-Hoffman, S. M. L. Ewe & W. P. Sousa, 2008. Environmental drivers in mangrove establishment and early development: A review. Aquatic Botany 89: 105–127.

Larcher., 2000. Ecofisiologia vegetal. São Carlos. Rima.

Levin, L. A., D. F. Boesch, A. Covich, C. Dahm, C. Erséus, K. C. Ewel, R. T. Kneib, A. Moldenke, M. A. Palmer, P. Snelgrove, D. Strayer & J. M. Weslawski, 2001. The function of marine critical transition zones and the importance of sediment biodiversity. Ecosystems 4: 430–451.

Li, Y., W. Niu, X. Cao, J. Wang, M. Zhang, X. Duan & Z. Zhang, 2019. Effect of soil aeration on root morphology and photosynthetic characteristics of potted tomato plants (*Solanum lycopersicum*) at different NaCl salinity levels. BMC Plant Biology 19: 1–15.

Lüttge, U., 2007. Physiological ecology of tropical plants. Germany: Springer.

Manousaki, E. & N. Kalogerakis, 2011. Halophytes-an emerging trend in phytoremediation. International Journal of Phytoremediation 13: 959–969.

Mendelssohn, I. A., K. L. McKee & T. Kong, 2001. A comparison of physiological

Referências

- AMORIM, S. R.; UMETSU, C. A.; CAMARGO, A. F. M. Effects of a non-native species of Poaceae on aquatic macrophyte community composition: a comparison with a native species. *Journal of Aquatic Plant Management*, 53, 191-196, 2015.
- ARAÚJO E. S.; VITULE, J. R. S.; PADIAL, A. A. A checklist of aquatic macrophytes of the Guaraguaçu River basin reveals a target for conservation in the Atlantic rainforest. *Acta scientiarum. Biol Sci* 43(1):e50542, 2021.
- BEAUMONT, L. J. *et al.* Modelling the impact of *Hieracium* spp. on protected areas in Australia under future climates. *Ecography*, v. 32, p. 757-764, 2009.
- BELLARD, C. *et al.* Will climate change promote future invasions? 1–9, 2013.
- BORA, L. S.; THOMAZ, S. M.; PADIAL, A. A. Evidence of rapid evolution of an invasive poaceae in response to salinity. *Aquatic Sciences*, 82(4), 1-16, 2020.
- BOUCHER, O.; DENVIL, S.; CAUBEL, A.; FOUJOLS, M. A. IPSL IPSL-CM6A-LR model output prepared for CMIP6 CMIP, 2018.
- BUFFINGTON, K. J. *et al.* Testing the interactive effects of flooding and salinity on tidal marsh plant productivity. *Aquatic Botany*, 164, 103231, 2020.
- CARNIATTO, N. *et al.* Feeding of fish inhabiting native and non-native macrophyte stands in a Neotropical reservoir. *Hydrobiologia* 847:1553–1563, 2020.
- CHACÓN, E.; SABORÍO, G. Análisis taxonómico de las especies de plantas introducidas en Costa Rica. *Lankesteriana* 6: 139–147, 2006.
- DOUGLAS, M M.; O’CONNOR, R. A. Effects of the exotic macrophyte, para grass (*Urochloa mutica*), on benthic and epiphytic macroinvertebrates of a tropical floodplain. *Freshw Biol* 48:962–971, 2003.
- ELITH, J.; LEATHWICK. J. R. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40:677–697, 2009.
- EYRING, V. *et al.* Overview of the Coupled Model Intercomparison Project Phase 6 (CMIP6), 2016.
- GALLAGHER, R. *et al.* Evidence for climatic niche and biome shifts between native and novel ranges in plant species introduced to Australia. *Journal of ecology*, 98(4), 790-799, 2010.
- GALVANESE, E. F. *et al.* Community stability and seasonal biotic homogenisation emphasize the effect of the invasive tropical tanner grass on macrophytes from a highly dynamic neotropical tidal river. *Aquatic sciences*, 84(2), 1-16, 2022.
- GILLARD, M. *et al.* Present and future distribution of three aquatic plants taxa across the world: decrease in native and increase in invasive ranges. *Biol Invasions* 19: 2159–2170, 2017.
- GONCALVES, E. *et al.* Global invasion of *Lantana camara*: Has the climatic niche been conserved across continents? *PLoS ONE* 9(10): e111468, 2014.

- GUISAN, A. *et al.* Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecol Lett* 16: 1424–1435, 2013.
- HIJMANS, R. J. *et al.* Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965–1978, 2005.
- HIRZEL, A. H. *et al.* Randin and A. Guisan. 2006. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presences. *Ecological modelling*, 199(2): 142–152, 2006.
- KÖPPEN, W. *Grundriss der Klimakunde: Outline of climate science.* Berlin: Walter de Gruyter, P.388. 1931.
- LATINI, A. O. *et al.* Espécies Exóticas Invasoras de Águas Continentais no Brasil. Brasília: MMA, 791, 2016.
- LIU, Y. *et al.* Do invasive alien plants benefit more from global environmental change than native plants? *Glob Chang Biol* 23: 3363–3370, 2017.
- MACK, R. N. *et al.* Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological applications*, 10(3), 689–710, 2000.
- MAINKA, S. A.; HOWARD, G. W. Climate change and invasive species: double jeopardy. 102–111, 2010.
- MICHELAN, T. S. *et al.* Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Freshw Biol* 55: 1315–1326, 2010.
- MICHELAN, T. S.; DAINEZ FILHO, M. S.; THOMAZ, S. M. Aquatic macrophyte mats as dispersers of one invasive plant species. *Brazilian Journal of Biology*, v. 78, p. 169–171, 2017.
- NUNES, L. S. C. *et al.* Inventory of aquatic macrophyte species in coastal rivers of the São Paulo state, Brazil. *Oecologia Australis* 23: 829–845, 2019.
- PARKER, I. M. *et al.* Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. 3–19, 1999.
- PETERSON, A. T. Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence. *J Biogeogr* 38:817–827, 2011.
- PHILLIPS, S. J.; ANDERSON, R. P.; SCHAPIRE, R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231–259, 2006.
- POTT, V. J. *et al.* Aquatic macrophyte diversity of the Pantanal wetland and upper basin | Diversidade de macrófitas aquáticas do Pantanal e alta bacia. *Brazilian J Biol* 71:255–263, 2011.
- REINERT, B. L.; BORNSCHEIN, M. R.; FIRKOWSKI, C. Distribuição, tamanho populacional, hábitat e conservação do bicudinho-do-brejo *Stymphalornis acutirostris* Bornschein, Reinert e Teixeira, 1995 (Thamnophilidae). *Rev Bras Ornitol* 15:493–519, 2007.

- SANTINI, R.; de LIMA, J. P.; GRATÃO, P. L.; CAMARGO, A. F. M. Evaluation of growth and oxidative stress as indicative of salinity tolerance by the invasive tropical aquatic macrophyte tanner grass. *Hydrobiologia*, 849 (5), 1261-1271, 2022.
- SILVA, M. A. F. D.; HIGUCHI, P.; SILVA, A. C. D. Impacto de mudanças climáticas sobre a distribuição geográfica potencial de *Ilex paraguariensis*. *Rodriguésia*, 69(4), 2069-2079, 2018.
- SCREMIN-DIAS, E.; Pott, V. J.; HORA, R. C. Nos jardins submersos da Bodoquena: guia para identificação de plantas aquáticas de Bonito e região. ECOA-Ecologia e Ação, 1999.
- SOBERÓN, J. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecol Lett* 10:1115–1123, 2007.
- STEPHENS, P. A. *et al.* Consistent response of bird populations to climate change on two continents. *Science* (80-) 352:84–87, 2016.
- THOMAZ, S. M, CUNHA, E. R. D. The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnol Bras* 22: 218–236, 2010.
- THOMAZ, S.M.; ESTEVES, F.A. Comunidade de macrófitas aquáticas. In: Esteves, F.A. (Ed.), *Fundamentos de Limnologia*. Interciência, Rio de Janeiro 3: 101-132, 2011.
- THUILLER, W. *et al.* Vulnerability of African mammals to anthropogenic climate change under conservative land transformation assumptions. *Global Change Biology* 12: 424-440, 2006.