



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE  
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS



BRUNA HELOISA MOREIRA PARPINELLI

**A importância da ordem e tempo de chegada no efeito de prioridade:  
uma revisão sobre plantas aquáticas e terrestres**

Maringá  
2024

BRUNA HELOISA MOREIRA PARPINELLI

**A importância da ordem e tempo de chegada no efeito de prioridade:  
uma revisão sobre plantas aquáticas e terrestres**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Limnologia.

Área de concentração: Ecologia e Limnologia

Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz

Coorientadora: Dr.<sup>a</sup> Aline Rosado

Maringá  
2024

"Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)"  
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

P257i Parpinelli, Bruna Heloisa Moreira, 1996-  
A importância da ordem e tempo de chegada no efeito de prioridade : uma revisão sobre plantas aquáticas e terrestres / Bruna Heloisa Moreira Parpinelli. -- Maringá, 2024. 33 f. : il. (algumas color.).  
Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)-- Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2024.  
Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.  
Coorientadora: Dr.<sup>a</sup> Aline Rosado.  
  
1. Vegetação aquática e terrestre - Comunidades, Ecologia de - Colonização e dispersão - Revisão bibliográfica - Estudos experimentais e observacionais. 2. Vegetação aquática e terrestre - Efeito de prioridade - Ordem de chegada - Revisão bibliográfica - Estudos experimentais e observacionais. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -581.782076

BRUNA HELOISA MOREIRA PARPINELLI

**A importância da ordem e tempo de chegada no efeito de prioridade:  
uma revisão sobre plantas aquáticas e terrestres**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Limnologia e aprovada pela Banca Examinadora composta pelos membros:

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof. Dr. Márcio José da Silveira  
Universidade do Estado de Minas Gerais (UEMG)

Dr. Fernando Miranda Lansac-Tôha  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Pós-doutorando PEA/UEM)

Aprovada em: 27 de maio de 2024.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. “Yoshiaki Fukushigue”, Departamento de Estatística (DES), Bloco E-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

## AGRADECIMENTOS

À Deus e a todas as entidades de luz que me guiam, por todos os conselhos e proteção.

A minha família, especialmente a minha mãe, Marlene, e ao meu pai, Valdir, por não medirem esforços para que eu realize os meus objetivos, e ao meu padrasto, Vitor, por ter sido um pai de coração e por estar presente nas lembranças de tantos momentos importantes da minha vida.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz, por toda a paciência e generosidade em compartilhar ensinamentos, e pela calma ao mostrar direções quando as coisas não saíam como o esperado.

A minha coorientadora, Dr.<sup>a</sup> Aline Rosado, por toda a dedicação, entusiasmo pela pesquisa e por mostrar infinitas possibilidades.

A UEM, PEA e Nupélia, pela infraestrutura, e a todos os seus colaboradores, por compartilharem tantos conhecimentos e experiências.

A banca examinadora, composta pelo Prof. Dr. Márcio José da Silveira e pelo Dr. Fernando Miranda Lansac-Tôha, por gentilmente aceitarem meu convite.

Aos colegas de turma, por dividirem comigo os medos e os alívios em cada etapa finalizada.

Aos colegas de laboratório, por todas as conversas, risadas e perrengues. Viver essa etapa com vocês ao meu lado com certeza me trouxe muito mais leveza.

A Fer, Nando, Rafa, João Vitor, Rodrigo, Estevão, Élide, e tantos outros amigos que, literalmente dividiram o peso dessa etapa comigo, ao carregar infinitos Lírios em Faxinal.

Ao Zé, Loi, Yasmin, Edi e Carol, por todo o apoio e carinho.

A minha amiga-irmã Isabela, pelo apoio incondicional em todas as circunstâncias da vida.

A todos os amigos que cruzaram o meu caminho e que tornaram tudo mais leve, sem a ajuda de vocês nada teria sido possível.

A CAPES, pela bolsa concedida.

## **A importância da ordem e tempo de chegada no efeito de prioridade: uma revisão sobre plantas aquáticas e terrestres**

### **RESUMO**

A ordem e o momento da chegada das espécies no início da colonização podem alterar a composição e o funcionamento de comunidades naturalmente estruturadas, através do efeito de prioridade. As espécies de plantas que se estabelecem precocemente podem afetar o estabelecimento, o crescimento ou a reprodução de espécies que chegam posteriormente. No entanto, as plantas que habitam ambientes terrestres enfrentam condições ambientais distintas das enfrentadas pelas plantas aquáticas, por essa razão, o ambiente pode também afetar de maneira diversa o sucesso da colonização e do estabelecimento das plantas. Através de uma revisão sistemática, procurou-se entender como o efeito de prioridade tem sido estudado por meio de abordagens experimentais e observacionais, desenvolvidos nos ambientes terrestre e aquático. A manipulação experimental da ordem de chegada das espécies pode esclarecer os mecanismos de montagem da comunidade e as condições bióticas e abióticas que afetam o estabelecimento precoce ou tardio das espécies, enquanto a abordagem observacional traz respostas quanto a duração do efeito de prioridade a longo prazo. Para compreender o estado da arte do efeito de prioridade na vegetação aquática e terrestre, foi realizado um levantamento nas bases de dados *Web of Science* e *Scopus*, que evidenciou a importância da dispersão e das condições ambientais adequadas no momento da chegada. O efeito de prioridade pôde ser percebido em escalas de tempo que variaram de dias a anos, e em alguns estudos, foi capaz de se manter ao longo de décadas. Entretanto, a revisão salientou que as pesquisas de ambientes terrestres estão mais avançadas que as de ambientes aquáticos, sendo necessário priorizar este ambiente que ainda é negligenciado, para compreender de que forma a colonização e o estabelecimento de plantas aquáticas são afetados em ambientes lênticos, lóticos e em áreas úmidas, pois, o efeito de prioridade pode atuar de maneira distinta no ambiente aquático, ocasionado por variações como a velocidade da água. Por exemplo, enquanto no ambiente terrestre a preempção de nutriente pelas espécies com prioridade demonstrou ser eficaz para inibir o crescimento de espécies tardias, no ambiente aquático o fluxo da água pode dificultar a limitação desse recurso.

**Palavras-chave:** colonização, dispersão, invasão, montagem de comunidade, plantas aquáticas, plantas terrestres.

## **The importance of order and arrival time in the priority effect: a review of aquatic and terrestrial plants**

### ***ABSTRACT***

The order and timing of the arrival of species at the beginning of colonization can alter the composition and functioning of naturally structured communities through the priority effect. Plant species that establish early can affect the establishment, growth or reproduction of species that arrive later. However, plants that inhabit terrestrial environments face different environmental conditions from those faced by aquatic plants, so the environment can also affect the success of plant colonization and establishment in different ways. Through a systematic review, we sought to understand how the priority effect has been studied through experimental and observational approaches, developed in terrestrial and aquatic environments. The experimental manipulation of the order of arrival of species can shed light on the mechanisms of community assembly and the biotic and abiotic conditions that affect the early or late establishment of species, while the observational approach provides answers as to the duration of the priority effect in the long term. To understand the state of the art of the priority effect in aquatic and terrestrial vegetation, a survey was carried out in the Web of Science and Scopus databases, which highlighted the importance of dispersal and suitable environmental conditions at the time of arrival. The priority effect could be seen on time scales ranging from days to years, and in some studies, it was able to be maintained over decades. However, the review pointed out that research into terrestrial environments is more advanced than that into aquatic environments, and it is necessary to prioritize this environment, which is still overlooked, to understand how the colonization and establishment of aquatic plants are affected in lentic and lotic environments and in wetlands, because the priority effect can act differently in the aquatic environment, caused by variations such as water speed. For example, while in the terrestrial environment the pre-emption of nutrients by priority species has been shown to be effective in inhibiting the growth of late species, in the aquatic environment the flow of water can make it difficult to limit this resource.

**Keywords:** colonization, dispersal, invasion, community assembly, aquatic plants, terrestrial plants.

## SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO .....	8
2 METODOLOGIA .....	9
3 RESULTADOS .....	11
3.1 Abordagem experimental .....	11
3.2 Local e duração .....	13
3.3 Variáveis ambientais .....	14
3.4 Táxons estudados .....	14
3.5 Interações e origem .....	15
3.6 Abordagem observacional .....	16
4 DISCUSSÃO .....	16
4.1 Ambiente terrestre .....	16
4.2 Ambiente aquático .....	19
4.3 Abordagem observacional .....	21
5 CONCLUSÃO .....	23
REFERÊNCIAS .....	25



## 1 INTRODUÇÃO

Os processos que conduzem à montagem de comunidades vegetais têm sido discutidos desde os primórdios da Ecologia com o intuito de compreender como as espécies se reúnem e direcionam a sucessão, e, conseqüentemente, a estrutura da comunidade (Clements, 1916; Gleason, 1917). Os primeiros colonizadores de um local podem modificar o solo e o microclima e, dessa forma, são capazes de tornar o ambiente adequado para o crescimento de espécies (facilitação) que chegam depois, assim como podem dificultar seu estabelecimento (inibição) (Connell & Slatyer, 1977). Portanto, a seqüência em que as espécies chegam e passam a fazer parte da composição de uma comunidade tem importância sobre os processos de montagem (Körner et al., 2008). Por estas razões, a manipulação da ordem e do tempo de chegada passou a ser testada em experimentos ecológicos. Por exemplo, Grace (1987), alternou a ordem e o tempo de plantio de *Typha dominguensis* e *Typha latifolia*, e observou que o atraso do plantio da primeira espécie aumentou significativamente a biomassa da última, portanto, a vantagem temporal afetou a interação competitiva entre as duas espécies, beneficiando quem chegou primeiro. Embora neste estudo tenha sido usado apenas o termo preempção, o efeito dos primeiros colonizadores sobre os que chegam posteriormente passou a ser conhecido como efeito de prioridade (Drake, 1991; Hess et al., 2019).

O efeito de prioridade, portanto, ocorre quando espécies que chegam antes afetam o estabelecimento, o crescimento ou a reprodução de espécies que chegam depois (Vaughn & Young, 2015; Sarneel et al., 2016). Entretanto, a montagem de comunidades de plantas está sujeita a fatores estocásticos (Collinge & Ray, 2009), como os ocasionados por anemocoria, zoocoria (Soons et al., 2008) ou hidrocoria, que impulsionam a distribuição de espécies, levando seus fragmentos e diásporos a longas distâncias (Pott et al., 2011; Michelan et al., 2018; Jones et al., 2020). Como resultado desses processos estocásticos, as composições iniciais das comunidades podem ser divergentes mesmo em locais próximos (Chase, 2003). Assim, o efeito de prioridade também se encontra largamente associado à estocasticidade ambiental sendo que a variação na capacidade de dispersão, assim como sua limitação, pode causar divergências nas composições vegetais (Xu et al., 2019). Enquanto espécies com maior eficiência de dispersão podem ter mais chances de ser os primeiros colonizadores de um novo local, as modificações da paisagem, como a fragmentação de habitat, podem atuar como um obstáculo para a dispersão (Soons, 2006). Essas modificações podem ampliar o efeito de prioridade pela barreira imposta à entrada de novas espécies, o que estende o tempo de vantagem das espécies residentes, que são as espécies que estavam no local (Huanca Nuñez et al., 2021).

A chegada antecipada pode beneficiar espécies independentemente de sua origem, ou seja, tanto espécies nativas quanto não-nativas, podem ter vantagens competitivas ao chegar antes (Grman & Suding, 2010). As vantagens ocorrem por meio da preempção de recursos (quando uma espécie acessa os recursos e os utiliza antes que outra) ou pela modificação de nicho (Fukami, 2015). Embora o efeito de prioridade possa reduzir ao longo do tempo (Collinge & Ray, 2009), a consequência até mesmo de uma pequena diferença no tempo de chegada pode se refletir na composição de assembleias locais por longos períodos (Alford & Wilbur, 1985; Lockwood & Pimm, 2009; Vaughn & Young, 2015; Ploughe et al., 2020). Portanto, a presença ou a ausência de uma espécie no início da colonização pode ter efeitos duradouros na comunidade (Kardol et al., 2013; Wainwright et al. 2012; Weidlich et al., 2018a).

Apesar de as plantas necessitarem de recursos comuns - como, água, luz e espaço - a maneira de aquisição desses recursos varia de acordo com o ambiente em que habitam,

a morfologia, a fisiologia e com a forma de vida de cada espécie (Raunkiaer, 1934; Connolly & Wayne, 1996). Assim, embora os ecossistemas terrestres e aquáticos apresentem desafios similares para as plantas (escassez de nutrientes, acidez etc.), também apresentam particularidades que diferem de acordo com a natureza de cada ambiente. As plantas adaptadas ao ambiente terrestre desenvolveram aptidões selecionadas para conquistar e permanecer nesse ambiente (Kapoor et al., 2023), e enfrentam situações estressantes como a irregularidade da precipitação (Cox & Allen, 2011), que expõe a vegetação a períodos prolongados de seca (Goodale & Wilsey, 2018), ou eventos de inundação (Sarneel et al., 2016), que podem afetar o momento ideal de germinação e gerar estresse fisiológico. As plantas aquáticas, também conhecidas como macrófitas aquáticas, por sua vez, são afetadas por fatores distintos daqueles das terrestres, que incluem, por exemplo, variações no nível e velocidade da água, profundidade, radiação subaquática e exposição à seca (Sculthorpe, 1967; Thomaz et al., 2015). Portanto, ao chegar em um novo local, as plantas se deparam com condições ambientais que podem determinar o sucesso e ou o insucesso de seu estabelecimento, favorecendo ou não o efeito de prioridade, conforme sua capacidade de lidar com as condições ambientais.

Entretanto, além de se adequar às condições abióticas, a interação entre as espécies residentes e as espécies que chegam depois direciona o êxito de chegar cedo ou o custo de chegar tarde. A composição da comunidade pré-existente pode impactar de maneiras distintas as espécies tardias, inibindo ou facilitando a entrada de novas espécies (Kardol et al., 2013, Yelenik et al., 2017). Em alguns casos, chegar depois pode ser tão benéfico quanto chegar antes; por exemplo, em condições de pouco nitrogênio no solo, a presença de espécies residentes da família Fabaceae pode propiciar facilitação pela fixação deste elemento, tanto para espécies nativas, quanto para não-nativas (Cadotte, 2023). Para outras espécies, chegar depois pode significar chances reduzidas de estabelecimento, como em casos em que espécies sensíveis ao sombreamento sofrem pela limitação de luz imposta pela comunidade que a antecede (Evangelista et al., 2017). Assim, a combinação de fatores bióticos e abióticos pode gerar diferentes respostas das espécies no momento da chegada (Moore & Franklin, 2012).

Nesse estudo revisou-se abordagens experimentais e observacionais desenvolvidas com o foco no ambiente terrestre e no ambiente aquático a respeito do efeito de prioridade. Uma revisão sobre o tema abordou somente ambiente terrestre (Weidlich et al., 2021), e assim, procurou-se atualizar aquela revisão e expandi-la incluindo artigos sobre ambientes aquáticos. Inicialmente, focamos as tendências temporais dos estudos sobre efeito de prioridade e quais países foram contemplados. E discutiu-se quais os principais fatores abióticos medidos experimentalmente que interagem com o efeito de prioridade e como esses fatores determinam o sucesso de espécies nesses diferentes ambientes. Por fim, buscou-se entender quais táxons representam maior interesse de estudo em cada ambiente.

## 2 METODOLOGIA

Realizou-se uma pesquisa bibliográfica nas bases de dados *Web of Science* e *Scopus*, a fim de encontrar publicações em que as Embriófitas eram o objeto de estudo no contexto do efeito de prioridade, em abordagens experimentais e observacionais. Para isso utilizou-se a palavra-chave *priority effect\**. Foram considerados apenas artigos em inglês publicados integralmente até novembro de 2023. A busca nas bases de dados gerou, no total, 1675 artigos, sendo 774 para a *Web of Science* e 901 para *Scopus*.

Os estudos foram selecionados sistematicamente, com adaptação de PRISMA 2020 (*Preferred Reporting Items for Systematic reviews and Meta-Analyses*) para a inclusão nesta revisão (Page et al., 2021). Artigos duplicados entre as bases de dados foram excluídos. Na primeira etapa da revisão, foi realizada a leitura dos títulos e dos resumos e, assim, artigos não relacionados com o objetivo da pesquisa foram eliminados (artigos de áreas não correlacionadas, tais como Medicina, Engenharia, Psicologia, e trabalhos com outros organismos). A leitura de itens como metodologia e palavras-chave, foi realizada quando apenas a leitura de título e resumo não foi suficiente para identificar se os trabalhos atendiam aos critérios de inclusão. Os artigos selecionados para a leitura integral foram separados entre ambiente aquático e terrestre. As publicações incluídas na revisão foram lidas por mais de uma pessoa, para atingir um consenso.

Dentre os artigos com abordagens experimentais, selecionou-se somente os que tratavam de relações planta-planta e, dessa forma, foram excluídos artigos que, para explicar o efeito de prioridade, utilizaram interações entre plantas e outros organismos, como, fungos e insetos, e artigos que trataram de interações de *feedback* planta-solo. Também se agrupou os experimentos de acordo com a semelhança metodológica, a fim de selecionar somente aqueles que manipularam a ordem e o momento de chegada das espécies, ou seja, experimentos que permitiram o estabelecimento precoce de ao menos uma espécie em ao menos um intervalo de tempo, antes de introduzir outra espécie. Os demais experimentos que não manipularam a ordem e o momento de chegada, ou, apenas utilizaram o efeito de prioridade secundariamente, portanto, não foram o foco desta revisão.

A partir da leitura integral de todos os artigos selecionados identificou-se: 1) País de publicação, para analisar o alcance geográfico dos estudos desenvolvidos; 2) Ano de publicação, para observar tendências de aumento ou redução das pesquisas sobre o tema; 3) abordagem metodológica (experimental ou observacional, somente), para avaliar se o tema têm sido especialmente explorado por meio de abordagens observacionais ou por meio da manipulação experimental; 4) Local de realização do experimento, quando aplicável, para avaliar se os estudos estão sendo desenvolvidos sob condições controladas em casas de vegetação ou em áreas externas; 5) Tempo de duração do estudo, para entender se o efeito pode ser observado em períodos de tempo curtos (dias) e longos (anos), e se, quando observado, se mantém ao longo do tempo em experimentos de longa duração; 6) Tempo de intervalo entre as chegadas das espécies, a fim de identificar se a duração do tempo de intervalo pode intensificar o efeito de prioridade; 7) Táxons estudados, para compreender se alguns táxons são mais explorados que outros, e para identificar a origem das espécies nos locais de realização dos experimentos, classificando-as nativa ou não-nativa. Essa informação, quando possível, foi extraída diretamente dos estudos, pelo uso de termos como: *native*, *indigenous*, *non-native*, *non-ingenous*, *invasive*, e quando não, a origem foi checada em uma base de dados internacional (POWO, 2024). Essa informação foi também aplicada para identificar os tipos de interações de acordo com a origem das espécies, desta forma, as interações foram classificadas em: nativas x nativas, nativas x não-nativas e não-nativas x não-nativas, esses dados foram úteis para entender quais tipos de interação representaram o maior interesse dos estudos; 8) Variáveis ambientais, para entender como condições ambientais podem afetar o efeito de prioridade, e, se podem impactar de maneira distinta no ambiente terrestre e no aquático; 9) Identificação de lacunas, para reconhecer questões pouco abordadas nos estudos, mas que são fundamentais para uma melhor compreensão de como o efeito de prioridade pode afetar a interação entre as espécies, e, portanto, interferir na montagem de comunidades vegetais.

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 Abordagem experimental

A primeira publicação com abordagem experimental sobre o efeito de prioridade ocorreu em 2001, nos Estados Unidos e foi realizada em campo, com plantas de ambiente terrestre (D'Antonio, et al., 2001), e apesar de um período sem publicações até 2007, houve publicações sobre o tema anualmente de 2008 a 2022. O primeiro estudo experimental com foco no ambiente aquático foi publicado apenas em 2008, também realizado nos Estados Unidos, no qual Chadwell & Engelhardt (2008) desenvolveram experimentos em casa de vegetação e em campo. Os estudos em casa de vegetação corroboraram o efeito de prioridade, mas os de campo não, indicando a necessidade de mais experimentos. No ano seguinte, um experimento de campo de longa duração foi publicado com foco em áreas úmidas, onde ao fim de quase uma década, observaram efeitos transitórios (Collinge & Ray, 2009). Apenas seis anos depois, o ambiente aquático voltou a ser explorado (Fig.2a).

Os Estados Unidos foi o país pioneiro no contexto de efeito de prioridade em ambos os ambientes (Fig. 1a), e se manteve como o país com o maior número de publicações. As publicações ocorreram em 14 países, e, além dos Estados Unidos (35), que se destaca quanto ao número de publicações no ambiente aquático e no ambiente terrestre, Alemanha (9), Canadá (3), França (3) e Suécia (2), também lideram as pesquisas sobre o tema, enquanto Argentina, Austrália, Bélgica, Brasil, China, Coreia do Sul, Hungria, Inglaterra e Suíça, apresentam 1 estudo experimental cada um (Fig.1).

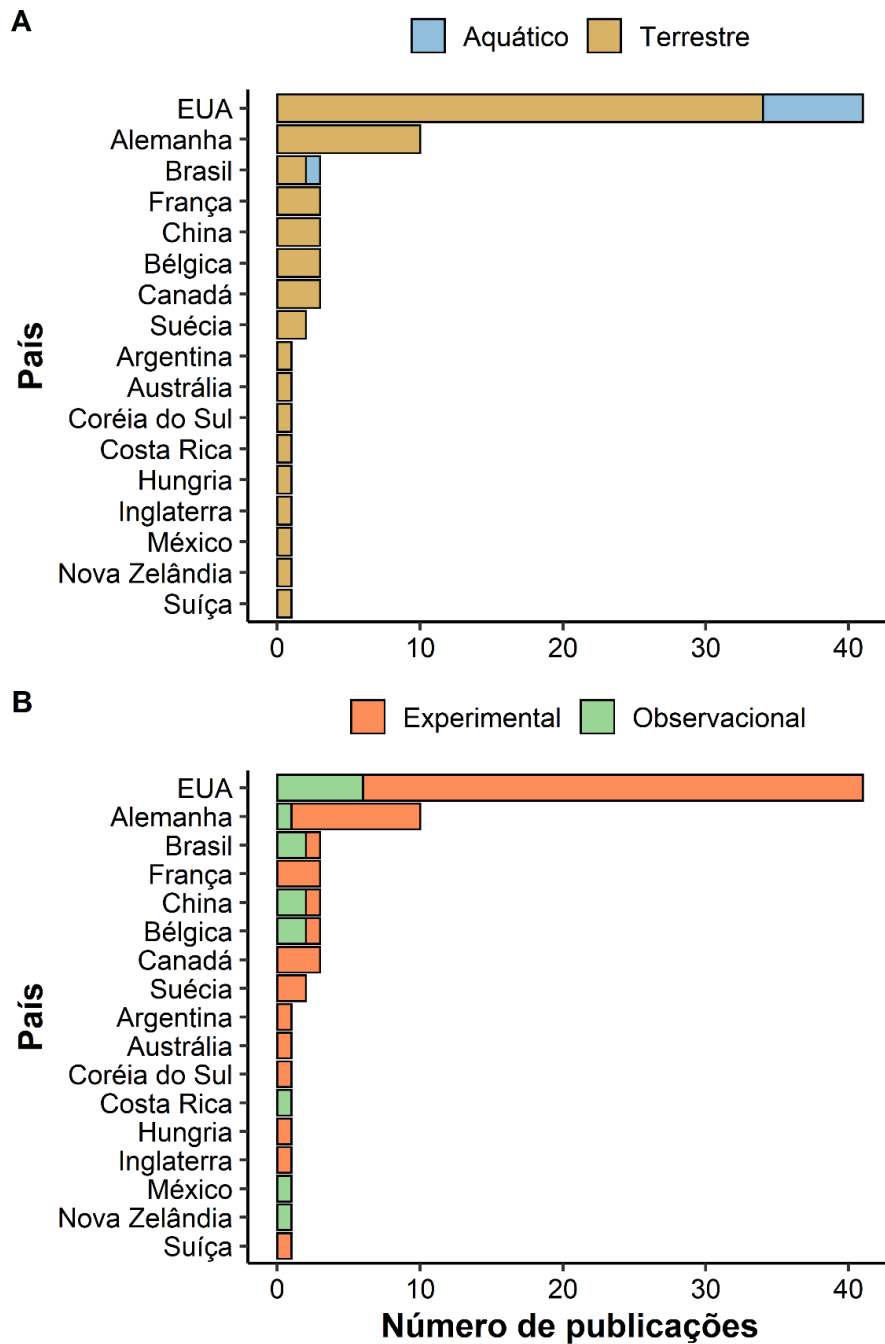


Figura 1. A -Número de publicações por país e B -Número de publicações por abordagem.

Dentre os artigos selecionados, restaram 116 estudos experimentais, porém, apenas 61 manipularam a ordem e o tempo de chegada das espécies, dentre os quais, 54 tiveram plantas terrestres como foco de estudo, e, 7 representaram plantas de ambiente aquático de água doce (Fig.2). Em 57 experimentos foi observado algum efeito causado pela ordem de chegada. No entanto, no ambiente aquático, 2 dos sete experimentos desenvolvidos não encontraram evidências de efeito de prioridade, assim como, no ambiente terrestre, 2 resultados também não o corroboraram. O efeito de facilitação foi observado em 3 experimentos, no entanto, isso ocorreu apenas no ambiente terrestre.

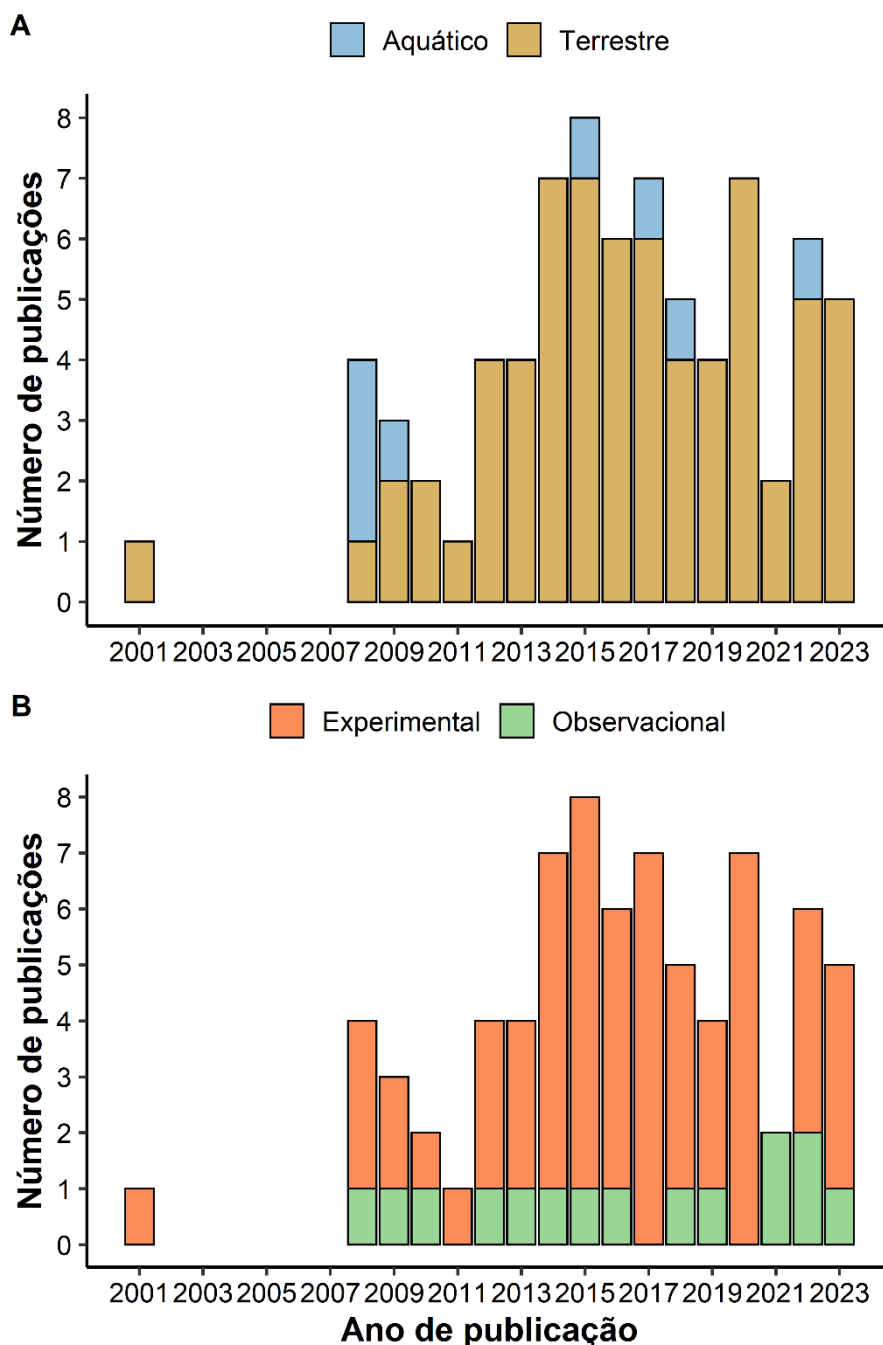


Figura 2. A- Número de publicações experimentais por ano e ambiente. B- Número de publicações por ano e abordagem.

### 3.2 Local e duração

No ambiente aquático, foram realizados 7 experimentos, entre os quais, 2 foram realizados em casa de vegetação, com intervalo entre as chegadas variando entre 30 a 88 dias e a duração total dos experimentos entre 60 a 164 dias. Foram realizados 5 experimentos de campo com intervalos entre 14 dias e 1 ano e duração de 104 dias a 9 anos. Apenas 1 estudo avaliou mais de um tempo de intervalo entre as chegadas.

No ambiente terrestre, foram realizados 54 experimentos, entre os quais 28 em casa de vegetação com intervalo entre as chegadas variando de 5 dias a 5 meses e a duração total dos experimentos de 30 dias a 13 meses. Foram realizados 26 experimentos em área externa (26 em campo e 2 em jardins), onde o intervalo variou de 7 dias a 6 anos, e a duração desses experimentos variou de 56 dias a 8 anos. Neste ambiente, 16 estudos testaram mais de um tempo de intervalo entre as chegadas.

### 3.3 Variáveis ambientais

No ambiente aquático, 3 experimentos incluíram ao menos 1 fator abiótico, associado ao efeito de prioridade, sendo o sombreamento (2) o mais frequente, seguido de tipo de solo (1) e profundidade do lençol freático, relacionado a oscilações na disponibilidade de água em áreas úmidas (1). No ambiente terrestre, 17 experimentos utilizaram fatores abióticos, sendo a adição de nutriente o mais frequente (9), seguido pelo tipo de solo (3) e oscilações na disponibilidade de água (5).

### 3.4 Táxons estudados

Esta revisão mostrou que, no ambiente terrestre, foram estudadas 241 espécies distribuídas em 33 famílias (Apêndice 1). As famílias com maior número de espécies foram: Poaceae (210 espécies), Fabaceae (74), Asteraceae (73), Plantaginaceae (13), Rosaceae (12), Lamiaceae (12), Papaveraceae (5), Polygonaceae (5), Caprifoliaceae (4), Rubiaceae (3), Apiaceae (3), Geraniaceae (3) (Fig.2). As espécies mais utilizadas nos experimentos foram *Dactylis glomerata* (11 artigos), *Achillea millefolium* (10), *Lotus corniculatus* (9), *Trifolium pratense* (9) e *Plantago lanceolata* (9). *Ampelopteris prolifera* (Thelypteridaceae) foi a única espécie do clado das Monilófitas a ser estudada, sendo que o restante pertence ao clado das Angiospermas.

No ambiente aquático, foram estudadas 43 espécies, distribuídas em 13 famílias. As famílias com maior número de espécies foram: Cyperaceae (13), Poaceae (9), Asteraceae (6), Hydrocharitaceae (3), Lamiaceae (2), Apiaceae (2), Juncaceae (2), e Campanulaceae, Ranunculaceae, Typhaceae, Boraginaceae, Apocynaceae, Halogaraceae (1) (Fig.3). As espécies foram igualmente representadas, assim, todas foram utilizadas apenas uma vez (Anexo 1).

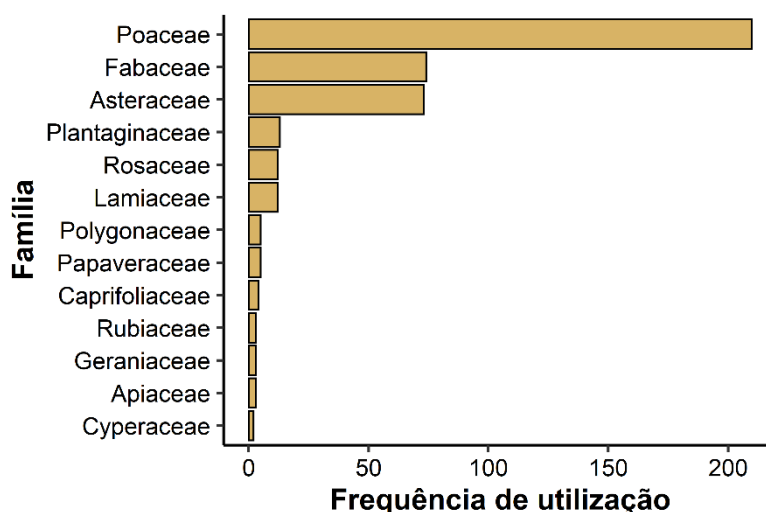


Figura 3. Frequência de utilização de famílias no ambiente terrestre.

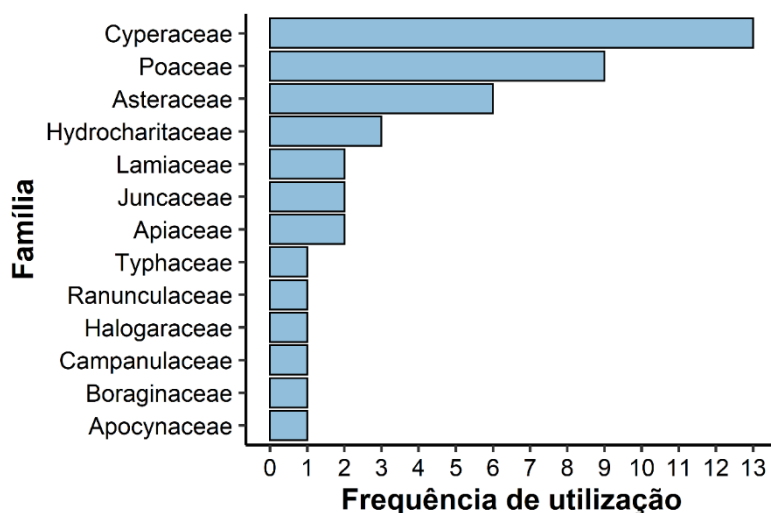


Figura 4. Frequência de utilização de famílias no ambiente aquático.

### 3.5 Interações e origem

Entre as espécies 489 utilizadas nos experimentos, 379 eram de origem nativa no local de realização do estudo, e portanto, 110 eram não nativas. A interação entre espécies nativas e não-nativas foi a mais frequente (71%), seguido pela interação entre espécies nativas (26%) e por último, as interações entre espécies não-nativas (3%), que foi pouco explorada nos experimentos (Fig. 3). A quantidade mais expressiva de espécies nativas e de interações entre espécies nativas e não-nativas reflete as tentativas de favorecer o recrutamento de espécies nativas precocemente a fim de evitar, ou dificultar o processo de invasão, por espécies como *Dactylis glomerata*, espécie mais abundante nos experimentos, nativa da Europa e que foi introduzida nas Américas, na Ásia, na Oceania e em algumas regiões do continente africano (POWO, 2024). A espécie *Achillea millefolium*, a segunda mais frequentemente utilizada nos experimentos, é nativa em quase toda zona temperada, sendo, assim, uma representante nativa na Alemanha, França, Inglaterra, Bélgica e EUA, países em que foi registrada sua utilização. Apesar ter sido representante nativa nesses países, é amplamente introduzida na América do sul, América central e Oceania.



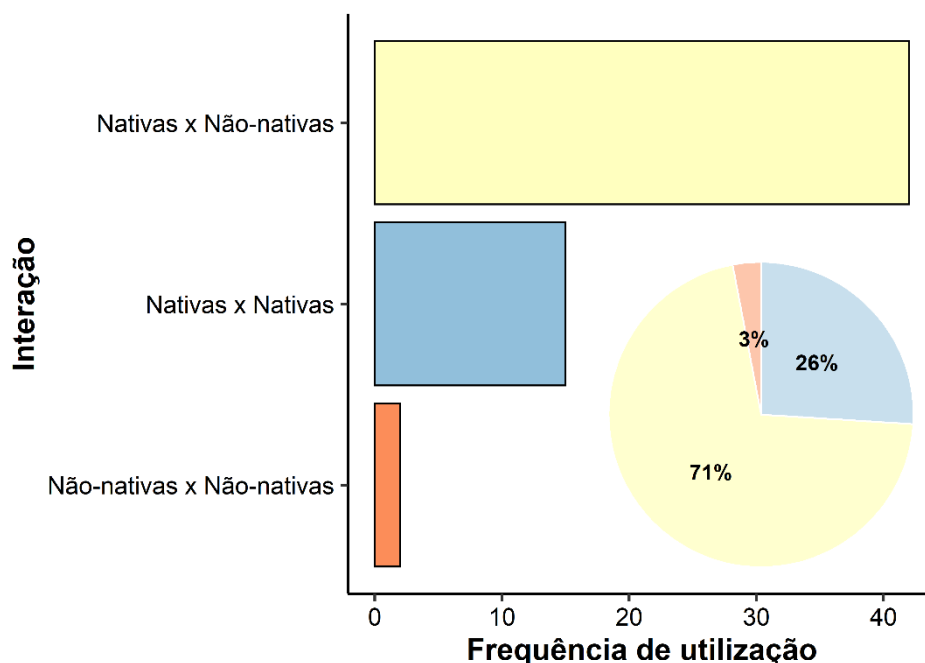


Figura 3. Frequência de utilização e interações entre as espécies de acordo com a origem.

### 3.6 Abordagem observacional

A primeira publicação com abordagem observacional sobre o efeito de prioridade ocorreu em 2008, nos Estados Unidos, representando o primeiro e único estudo desenvolvido com o foco em áreas úmidas. O maior número de trabalhos com abordagem observacional também foi feito nos Estados Unidos (5), seguido de Bélgica, Brasil e China, com duas publicações cada, e Alemanha, Costa Rica, México e Nova Zelândia com 1 estudo desenvolvido cada (Fig. 1b).

Foram encontrados 15 estudos observacionais (Fig.2b), sendo 14 correspondentes ao ambiente terrestre e 1 ao ambiente aquático de água doce. Em 13 estudos foi observado algum efeito de prioridade. No entanto, 2 estudos desenvolvidos no ambiente terrestre não encontraram evidências que corroboram a importância da ordem de chegada para a montagem da comunidade. As observações ocorreram de 1 a 70 anos após a colonização inicial.

## 4 DISCUSSÃO

### 4.1 Ambiente terrestre

Os efeitos de prioridade foram observados em escalas de tempo curtas ou longas, que variaram de dias a anos, e os experimentos demonstraram que a capacidade de se beneficiar da chegada antecipada foi percebida para espécies nativas, assim como, para espécies não-nativas (Grman & Suding, 2010). Dessa forma, não deve-se considerar somente os benefícios obtidos pela antecipação da chegada, é preciso ponderar o que propicia as oportunidades de serem as primeiras ocupantes de um local, visto que, independentemente da origem se beneficiam da prioridade. Nesse sentido, fatores como a habilidade de dispersão e a taxa de produção de propágulos podem ocasionar divergências quanto as chances de colonização precoce em ambientes naturais e

acarretar em mudanças na composição de comunidades. Enquanto as primeiras espécies colonizadoras puderam se beneficiar da ausência de competição e da possibilidade de preempção de recursos (Moore & Franklin, 2012), o atraso na chegada foi capaz de reduzir consideravelmente a biomassa das plantas, independentemente da origem, grupo funcional ou dominância (Ulrich & Perkins, 2014; Stuble & Souza, 2016; Wohlwend et al., 2019).

Ulrich & Perkins (2014) observaram que adiantar a chegada da espécie nativa *Elymus canadensis* quase causou a exclusão da espécie não-nativa *Poa pratensis*, por meio da redução de recursos. As espécies não-nativas, ao serem as primeiras a chegar, apesar de terem inibido as nativas, não apresentaram relação com a redução de recursos por meio da preempção, demonstrando que outros mecanismos podem inibir a entrada de espécies nativas, tais como, a ausência de uma microbiota no solo que estimule a colonização de micorrizas. No estudo de Goodale & Wilsey (2018), plantas exóticas tiveram desempenho superior ao chegar antes, quando comparado à vantagem obtida pelas espécies nativas, enquanto Harvey et al., (2020) avaliaram que mudar a dinâmica de germinação das plantas ao fornecer uma vantagem sazonal para a espécie nativa perene *Pseudoroegneria spicata* foi suficiente para suprimir a emergência da espécie invasora anual *Bromus tectorum*. Esses resultados denotam a importância de conhecer como e quem coloniza primeiro, para compreender a composição e a estrutura da comunidade vegetal (von Gillhaussen et al., 2014).

Embora as espécies residentes possam também facilitar a entrada de novos colonizadores, esse efeito foi observado com pouca frequência e somente no ambiente terrestre. Weidlich et al. (2018b) observaram que as raízes de *Zea sp* uma espécie não leguminosa teve crescimento direcionado às raízes de uma espécie de Fabaceae fixadora de nitrogênio. Hess et al. (2022) constataram que a chegada da espécie nativa *Trifolium repens* (Fabaceae) acentuou o crescimento da espécie não-nativa *Ambrosia artemisiifolia*. Porém, a facilitação pode ser concebida de outras maneiras, além da fixação de nitrogênio (Callaway, 1995), pois, algumas plantas podem se desenvolver melhor após a chegada de plantas que modifiquem o ambiente, conferindo condições adequadas para seu desenvolvimento (Connell & Slatyer, 1977). Áreas recém-restauradas, por exemplo, não possuem uma camada de cobertura que evite o estresse ambiental. Nestes cenários, a presença de espécies pré-estabelecidas adaptadas a se desenvolver sob estas condições pode favorecer o crescimento de quem chega depois, através do aumento da cobertura vegetal, que reduz a temperatura e aumenta a umidade do solo, amenizando as chances de dessecação (van der Valk & Baalman, 2018; Mason et al., 2013, Wohlwend et al., 2019).

Contudo, as primeiras espécies a ocupar um local, podem ser responsáveis por constituírem uma comunidade pouco desejável (Burkle & Belote, 2015). Espécies com comportamento dominante, como espécies da família Poaceae, demonstram alta capacidade de inibição de outras espécies (Stuble & Young, 2020). Essa característica poderia explicar o elevado número de espécies de Poaceae utilizadas em experimentos com plantas terrestres (Fig. 2), pois a chegada antecipada dessas plantas, sejam nativas ou não, pode reduzir a riqueza de espécies em virtude do estabelecimento rápido, crescimento acelerado, e alta produtividade, que reduz a disponibilidade de luz e espaço para os colonizadores secundários (Burkle & Belote, 2015). Portanto, atrasar a chegada de espécies dominantes pode privilegiar o estabelecimento de espécies subordinadas (Mariotte et al., 2012 ; Young et al., 2017).

O tempo também contribui para o sucesso do efeito de prioridade: intervalos de tempo mais longos entre os eventos de chegada deverão resultar em efeitos de prioridade mais fortes do que intervalos curtos, porque assim, espécies que chegam cedo têm tempo

suficiente para utilizar os recursos disponíveis e limitá-los para os próximos ocupantes, embora, isso possa variar entre espécies (Kardol et al., 2013; Young et al., 2017). Quando há a chance de se desenvolver por mais tempo, até mesmo plantas menos competitivas podem desempenhar uma barreira para a chegada de espécies competitivamente superiores (Harper 1977). Portanto, é esperado que quanto mais tempo de estabelecimento a espécie residente tiver de vantagem, maior será o obstáculo para a espécie tardia (Ward & Thornton, 2000; Zuo et al., 2016; Hess et al., 2020). Assim, com o foco de entender como o efeito de prioridade poderia favorecer espécies nativas em detrimento de espécies não-nativas, Hess et al. (2020) encontraram que a composição da comunidade residente foi o que mais afetou a resposta à invasão, porém, em policulturas, o sucesso da invasão foi menor quando as espécies nativas se estabeleceram por 5 meses, enquanto em um período de 1 mês de avanço temporal a resistência foi menos eficiente. Similarmente, Byun (2023) constatou que o sucesso de espécies nativas foi maior ao permitir o estabelecimento precoce de 6 semanas comparativamente a 3 semanas, ou de cultivo simultâneo com a invasora *Ambrosia trifida*. Sendo assim, a idade das espécies residentes pode resultar em diferentes respostas a entrada de novas espécies (Qin et al., 2019). Portanto, plantas jovens podem ser consideradas mais suscetíveis a eventos de invasão, enquanto, um tempo prolongado do efeito de prioridade pode reduzir chances de estabelecimento de plantas tardias indesejáveis.

Entretanto, a vantagem temporal, pode ser compreendida em conjunto com a quantidade de biomassa que a planta é capaz de produzir no intervalo entre as chegadas. Hess et al. (2020) não encontraram efeito do tempo em monocultura devido à baixa produção de biomassa. Assim, a eficiência na produção de biomassa durante o tempo de desenvolvimento antecipado foi o fator mais importante, o que varia de acordo com as espécies. Por exemplo, leguminosas investem mais na produção de biomassa acima do solo (Hess et al., 2022) e assim, podem ser superadas por espécies que investem mais fortemente em biomassa subterrânea (Weidlich et al., 2018a). Porém, apesar de ser esperado que plantas mais velhas tenham vantagem sobre espécies mais jovens (Grace, 1987), isso pode variar em resposta a situações estressantes. Em um experimento de relação interespecífica, Moore et al. (2014) evidenciaram que os indivíduos mais velhos de *Xanthium strumarium* podem estar em desvantagem em relação à tolerância à inundação do que os indivíduos mais jovens, o que pode ser explicado pelo fato de que indivíduos mais jovens apresentaram maior plasticidade diante do estresse hídrico. Conforme Moore & Franklin (2012) encontraram resultado oposto, e embora os indivíduos mais velhos tenham sido afetados pelo estresse hídrico, a chegada antecipada os favoreceu em todos os níveis de umidade. Nesses casos, as características funcionais que contribuem para lidar com situações estressantes, podem ser determinantes para o desempenho em condições desfavoráveis (Sarneel et al., 2016), a fim de manter o efeito de prioridade.

Assim, as vantagens obtidas pela antecipação podem ter duração variável, a depender das condições bióticas e abióticas. Mas, de acordo com estudos de longo prazo, as mudanças na composição da comunidade causadas por efeitos prioritários podem persistir durante pelo menos oito anos (Fry et al., 2017), entretanto, a extensão e a duração dos efeitos variam entre as espécies (Werner et al., 2016). Logo, os efeitos de prioridade podem ser apenas transitórios (Blackford et al., 2020 ; Weidlich et al., 2017), por vezes representando uma vantagem de curta duração, a ser superada pelas espécies que chegam depois, de acordo com sua capacidade competitiva, que em alguns casos, pode compensar o efeito de prioridade (Cleland et al., 2015; Stevens & Fehmi, 2011). Portanto, não deve-se considerar apenas a contribuição das primeiras espécies colonizadoras, é preciso avaliar também o custo da chegada tardia, uma vez que, espécies capazes de superar o déficit

temporal anulam a vantagem da chegada antecipada. Alguns estudos sugerem que o custo da chegada tardia para as espécies invasoras é menor (Daehler, 2003; Zefferman, 2015, Stuble & Souza, 2016), enquanto espécies nativas exibem poucas chances de recolonizar locais dominados por espécies invasoras (Michelan et al., 2018). Entretanto, isso reflete mais a relação entre espécies nativas e não-nativas, visto que poucos estudos avaliaram a interação de espécies não-nativas antecedidas por outras espécies não-nativas. Um exemplo dessa última interação foi estudado por Torres et al. (2022), que constataram a desvantagem de espécies não-nativas ao tardar o momento de chegada, salientando que neste tipo de interação, também pode ser importante não se atrasar.

Há também os efeitos da sazonalidade, que interagem com o efeito de prioridade, pois, uma mesma planta crescendo em momentos distintos pode se deparar com variações no que diz respeito por exemplo, à temperatura e à precipitação (Martin, & Wilsey, 2012), pois essas oscilações ambientais no momento da chegada de espécies precoces ou tardias, podem mudar a performance das plantas em resposta ao ambiente. A temperatura, por exemplo, pode afetar o momento ideal de germinação de sementes, e causar ao menos pequenas diferenças na emergência das plantas, que são suficientes para transformar a interação de espécies concorrentes e a montagem da comunidade pode ser uma decorrência até mesmo destes curtos eventos (Morin, 2011; (Blackford et al., 2020) que são capazes de promover a coexistência ou a exclusão de espécies. Young et al. (2017) demonstraram que os efeitos de prioridade foram menores quando houve menor precipitação no momento do plantio inicial. Assim, a água foi um fator limitante para a preempção de recursos, visto que também houve menor produção de biomassa ocasionada pela escassez de chuva. Entretanto, esse cenário pode favorecer plantas que precisam de menos água para emergir, necessitando de um curto estímulo causado por breves eventos de precipitação (Ploughe et al., 2020). Contudo, se no momento da chegada as espécies tardias forem mais impactadas por condições estressantes do que as espécies que chegaram antes, o efeito de prioridade pode atuar com mais intensidade (Goodale & Wilsey, 2018).

O efeito de prioridade pode também ser influenciado pela disponibilidade de nutrientes (Burkle & Belote, 2015). Por exemplo, Kardol et al. (2013) mostraram que a divergência da comunidade aumentou na medida em que os nutrientes se tornaram abundantes, devido à alta preempção de recursos das espécies precoces, que limitaram o crescimento de quem veio depois. A baixa quantidade de nutriente no início do experimento, permitiu que espécies que chegaram depois competissem pelos recursos devido ao menor desenvolvimento das plantas que se estabeleceram antes.

A utilização de gradientes de disponibilidade de recursos pode ser útil para entender o comportamento das plantas em um ambiente heterogêneo, que por vezes, pode permitir a coexistência de espécies, alterando a competição intra e interespecífica (Barot & Gignoux, 2004). Algumas espécies podem ser beneficiadas em níveis intermediários de recursos (Zefferman, 2015; Jewell & Bell, 2023), entretanto, incluir níveis de gradiente nos estudos experimentais pode aumentar os custos, portanto, para avaliar a resposta das plantas, nos experimentos revisados foi mais frequente a aplicação de apenas dois níveis contrastantes de recurso.

## **4.2 Ambiente aquático**

As macrófitas foram menos estudadas que suas semelhantes terrestres, ainda que os ecossistemas aquáticos possuam características favoráveis ao efeito de prioridade, devido a alterações naturais, como flutuação no nível da água, que promovem intensa dispersão de propágulos entre *habitats* (Thomaz et al., 2007; Schantz et al., 2015), ou períodos de

seca, que podem resetar as comunidades de plantas, ao eliminar espécies residentes e abrir espaço para novos colonizadores (Zefferman, 2015; Petsch et al., 2021). Essa revisão, portanto, enfatiza que ainda há uma enorme lacuna em relação ao conhecimento dos impactos do efeito de prioridade na dinâmica da montagem de comunidades de plantas aquáticas, pois os mecanismos que direcionam o efeito de prioridade no ambiente terrestre, apesar de elucidar algumas questões, podem atuar de maneira distinta no ambiente aquático. Por exemplo, a velocidade da água é um dos principais fatores que afetam a colonização, o estabelecimento e a persistência das macrófitas (Janauer, et al., 2010; Franklin et al., 2008). Assim, a vantagem temporal em ambientes aquáticos pode ser muito variável em função desse fator, que pode alterar o tempo de permanência das plantas em um determinado local. Por exemplo, em ambientes aquáticos de intenso fluxo hídrico como os ambientes lóticos, as plantas podem não ter tempo suficiente para se estabelecer, especialmente espécies cuja morfologia não apresenta estruturas de fixação no sedimento, e podem ser facilmente carregadas pela força da água (Bornette & Puijalon, 2011). Em contraste, em ambientes lênticos, a ausência de corrente deve favorecer o estabelecimento das espécies, facilitando o efeito prioritário.

As condições ambientais no momento da chegada também podem interferir no proveito da antecipação em ambientes aquáticos. Por exemplo, Chadwell & Engelhardt (2008) demonstraram que estabelecer a espécie nativa *Vallisneria americana* antes afetou negativamente a espécie não-nativa *Hydrilla verticillata*, especialmente porque em mesocosmos fechados a primeira reduziu a quantidade de nutrientes disponíveis. Contudo, esse resultado não se repetiu em campo onde o fluxo da água impediu a limitação de nutrientes. De forma geral, esses experimentos indicam que em ambientes com baixa concentração de nutrientes, *H. verticillata* pode ser afetada pela chegada tardia. A disponibilidade de nutrientes pode afetar as macrófitas de maneira distinta. Enquanto no ambiente terrestre os nutrientes são absorvidos diretamente do solo, no ambiente aquático as formas de vida interferem em como as plantas interagem com o ambiente. Por exemplo, plantas submersas podem absorver na coluna de água ou do sedimento (Bornette, & Puijalon, 2009), o que pode dificultar a preempção de nutrientes por quem chega mais cedo. Não apenas a relação com a disponibilidade de nutrientes, como também a chegada de propágulos da espécie não-nativa *H. verticillata* afetou a colonização no experimento de Chadwell & Engelhardt (2008) e dificultou a ação do efeito de prioridade. Assim, devido à pressão de propágulos o controle dessa espécie que tem um enorme potencial de colonização e causa problemas em diversas regiões do planeta se torna um desafio (Louback-Franco et al., 2020; Umetsu et al., 2012).

A conformação menos rígida das plantas aquáticas permite que o atrito físico causado pela água, pelo vento ou de espécies indesejáveis (Hussner et al., 2017; Motitsoe et al., 2022), cause rupturas nas estruturas das plantas, o que amplia seu principal meio reprodutivo que ocorre por meio de propágulos vegetativos (Pan et al., 2023). Assim, essa forma de reprodução deve facilitar a ocorrência de efeito prioritário em ecossistemas aquáticos. Segundo Hess (2019), remover espécies não-nativas antes de estabelecer espécies nativas, é um meio de minimizar a competição e de reduzir a quantidade de propágulos da espécie indesejada. Entretanto, no ambiente aquático o controle da vegetação é particularmente difícil e caro. Até mesmo o uso de métodos de remoção mecânica para controle de biomassa promove a formação de novos propágulos (Chadwell & Engelhardt, 2008). Logo, ao contrário das plantas terrestres, que ao ter uma estrutura quebrada dependerá da disponibilidade de água para tornar o fragmento em um propágulo com chance de se desenvolver, no ambiente aquático o estresse hídrico deixa de ser um fator limitante.

Portanto, seus fragmentos são potencialmente novos indivíduos a ser dispersados e afetaram espécies nativas que chegam posteriormente (Barrat-Segretain, 1996; Li, 2014).

O ambiente aquático pode também sofrer influências da vegetação terrestre, como demonstrado por Evangelista et al. (2017), que constatou que a vegetação ribeirinha pode afetar o crescimento da espécie não-nativa *Urochloa arrecta* por meio do sombreamento. O pré-estabelecimento da vegetação terrestre inibiu o crescimento dessa Poaceae por meio da limitação luminosa. Em contrapartida, áreas degradadas onde há ausência deste tipo de vegetação a colonização dos propágulos de *U. arrecta* que se antecede a outras espécies nativas podem ser favorecidas. Esses resultados concordam com os de Canfield & Hoyer (1988), que mostraram que em o sombreamento causado pela vegetação ribeirinha pode afetar as macrófitas tanto quanto a disponibilidade de nutrientes. Em Zefferman (2015), o sombreamento também afetou o desenvolvimento de duas macrófitas submersas, entretanto, não houve evidências que apoiam o efeito de prioridade devido ao baixo desempenho da espécie alvo nativa *Elodea nuttallii*, que teve seu crescimento prejudicado pela ação de herbívoros. Assim como no ambiente terrestre, no meio aquático pode ser difícil distinguir os efeitos de prioridade de diferenças nas condições ambientais no momento da chegada, que podem comprometer o estabelecimento das plantas (Zefferman, 2015).

Entender o impacto do tempo e da ordem de chegada das plantas aquáticas é essencial para compreender a razão pela qual espécies como *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms (Pontederiaceae), por exemplo, se sobressaem em relação a outras espécies. Embora esta espécie seja amplamente distribuída pelo mundo, e listada entre as 100 espécies invasoras mais nocivas (Lowe et al. 2000; Jiménez & Balandra, 2022), nesta revisão não se detectou estudos para entender como o efeito de prioridade influencia seu sucesso de ocupação e estabelecimento, apesar de seus impactos negativos conhecidos. Para outras invasoras, como *Ceratophyllum demersum* L. (Ceratophyllaceae) e *Myriophyllum spicatum* L. (Haloragaceae), tem sido demonstrado que, ao chegarem antecipadamente, podem limitar a luz que incide na coluna de água, inibindo o estabelecimento de espécies submersas (Zhou et al., 2017).

As famílias Poaceae e Cyperaceae, que se caracterizam pela distribuição cosmopolita (Elliott et al., 2023), foram as mais estudadas quanto ao efeito prioritário no ambiente terrestre e no ambiente aquático, respectivamente. Poaceae é a quarta maior família das Angiospermas e com diversas espécies invasoras em diversas partes do mundo (Judd et al., 2016), como *Urochloa arrecta*, que causa diversos problemas ecológicos no Brasil (Thomaz et al., 2009; Leal et al., 2022). Cyperaceae é uma família que ocorre predominantemente em ambientes aquáticos (Ferreira & Eggers, 2008) entretanto, a maior representatividade dessa família se deve principalmente a quantidade de espécies do gênero *Carex* que foram utilizadas em experimento de campo de áreas úmidas (van der Valk & Baalman, 2018), onde atrasar o plantio de espécies agressivas (conjuntamente com o aumento da umidade do solo) se mostrou promissor para a restauração da diversidade de prados de junco. Contudo, apesar do efeito de prioridade ter demonstrado importância na interação das macrófitas, ainda é preciso aprofundar como as condições ambientais interagem como a ordem e o momento de chegada.

### 4.3 Abordagem observacional

O registro de chegada de espécies em levantamentos observacionais pode ocorrer com um atraso em relação ao momento exato, mas ainda assim, é possível estimar aproximadamente quando a espécie chegou (Ward & Thornton, 2000). Ao analisar o resultado

de colonizações espontâneas, os estudos evidenciaram que permitir este tipo de colonização com a finalidade de restaurar ecossistemas pode favorecer espécies dominantes, muitas vezes não nativas. Dessa forma, a vegetação que se estabelece espontaneamente pode muitas vezes ser resultado do acúmulo de sementes de espécies não nativas que foram armazenados no solo, ou um reflexo da elevada capacidade de dispersão (Grman et al., 2013), o que aumenta as chances de que estas espécies sejam as primeiras ocupantes de um local. Portanto, a restauração espontânea pode não ser suficiente para a formação de comunidades que mantenham a diversidade encontrada em áreas não perturbadas.

Em áreas úmidas, Aronson & Galatowitsch (2008) observaram que a proximidade com zonas úmidas naturais favoreceu a colonização por meio da dispersão, mas o regime hídrico foi o fator que mais influenciou a riqueza de espécies. Ambientes temporários ou sazonais sofreram mais com períodos de seca, e, portanto, apresentaram mais oscilações na composição do que ambientes semipermanentes, que foram mais estáveis neste estudo. Em áreas úmidas expostas a períodos de seca, a dispersão se depara com condições ambientais desfavoráveis para a germinação imediata e assim, a emergência à priori de espécies a partir do banco de sementes sob o retorno do estímulo hídrico pode perpetuar as espécies nesses locais (Reid & Capon, 2011). Nas áreas úmidas estudadas por (Capers et al. (2010), provavelmente a dispersão favoreceu a gramínea não-nativa *Phalaris arundinacea* que se estabeleceu rapidamente nas áreas de restauração, e os efeitos prioritários foram identificados mesmo após quase duas décadas do início da restauração espontânea, enquanto, espécies comuns desse ambiente (ex., *Carex*) foram pouco presentes, fato que se deu devido à dificuldade de dispersão causada pelo isolamento das áreas restauradas, barreira esta que pareceu menos prejudicial para espécies aquáticas submersas, flutuantes e emergentes, que ao se dispersarem por aves, tem seu alcance geográfico expandido.

No início da sucessão, a maioria das espécies que adentram um local origina-se de espécies presentes em áreas de entorno que são facilmente dispersas, ou seja, plantas com sementes pequenas, enquanto na medida em que a sucessão avança, a própria chuva de sementes da vegetação pré-estabelecida reforça os efeitos de prioridade, ao passo em que a taxa de espécies imigrantes é reduzida (Huanca Nuñez et al., 2021). A capacidade de dispersão pode ser determinante para a ordem de chegada, e pode ser motivada por características como o peso e o tamanho das sementes (Rebele & Lehmann, 2016). Esses autores mostraram que a capacidade de dispersão direcionou a ordem de chegada de espécies arbóreas em um aterro em restauração natural, onde as primeiras sementes a chegar ao local eram leves dispersas pelo vento, como as sementes de *Betula pendula*, seguido por sementes maiores como de *Ulmus laevis*, e somente depois por sementes pesadas como as de *Quercus robur*, mais comumente dispersas por pássaros.

A colonização espontânea só pode ser bem-sucedida se a vegetação ao redor fornecer propágulos nativos capazes de ocupar o local antes que espécies não-nativas se estabeleçam, caso contrário o efeito de prioridade favorecerá espécies indesejadas que podem ser superiores em termos de capacidade de dispersão e pressão de propágulos (Aronson & Galatowitsch, 2008). Abbas et al. (2019) demonstraram que a restauração passiva ao longo de 70 anos pode direcionar a composição de maneira divergente do esperado, devido por exemplo, à ausência de espécies-chave, que modificam a composição e estrutura da sucessão. Portanto, em algumas situações o plantio ativo, que reproduz o efeito prioritário, pode ser necessário para evitar a chegada de espécies indesejadas ou a ausência de espécies importantes para o curso da sucessão. Desta forma, a abordagem observacional foi utilizada também por meio de levantamentos florísticos para avaliar se a manipulação da ordem de chegada em áreas de restauração foi eficiente a longo prazo, ou seja, se as espécies plantadas inicialmente refletiam a composição observada em

campo. Beauchamp et al. (2015) evidenciaram que as áreas plantadas diferiam grandemente de áreas espontaneamente colonizadas e que as espécies intencionalmente estabelecidas dominaram a montagem da comunidade. Choi et al. (2024) realçaram que a área plantada com espécies nativas conquistou maior diversidade ao longo da sucessão, enquanto a área passivamente restaurada pareceu ter a sucessão interrompida pela presença de espécies não-nativas dominantes como *Solidago canadenses*.

Entretanto a chegada antecipada, seja por meio do plantio antecipado proposital ou por meio da dispersão estocástica, pode ser impactada pelas condições ambientais, ou seja, condições abióticas inadequadas afetam negativamente o efeito de prioridade, dificultando o estabelecimento das plantas (Baeten et al., 2010). Por exemplo, Santilli & Durigan (2014) avaliaram o resultado da restauração de uma área de cerrado após 8 anos do plantio inicial, na qual a escolha das espécies plantadas contemplava em sua maioria espécies não nativas como a *Leucaena leucocephala* (Fabaceae), espécie extremamente problemática. Ao contrário do esperado, as espécies não-nativas não se beneficiaram da chegada antecipada, visto que a composição da área era predominantemente nativa, apesar do número elevado de espécies não-nativas no início da restauração, o que foi atribuído a inadequação das espécies não-nativas em relação ao clima do cerrado. Portanto, a chegada antecipada depende das condições ambientais para ser desfrutada.

## 5 CONCLUSÃO

O efeito de prioridade pode ser usado como uma forma eficiente de manejo de espécies a fim de priorizar o estabelecimento de plantas alvo estratégicas para evitar invasões (Hess et al. (2022) e ao mesmo tempo manter a diversidade de espécies (Kiss et al., 2022), assim como pode ser utilizado para esclarecer a razão pela qual, em comunidades naturalmente estruturadas, algumas espécies se sobressaem em relação as outras. Contudo, os estudos experimentais e observacionais corroboram que apenas a ordem de chegada não é suficiente para o efeito de prioridade ocorrer, as condições ambientais e a dispersão devem estar sincronizadas para favorecer quem antecede sua chegada. Portanto, o efeito da ordem de chegada, apesar de poder ser transitório em algumas situações, pode ser percebido nas comunidades ao longo de décadas em outras. Assim a manipulação da ordem de chegada se apresenta como uma estratégia relevante a fim de estabelecer comunidades desejadas, ao passo em que a colonização espontânea, apresenta poucas chances de promover uma composição semelhante a áreas preservadas.

Entretanto, é necessário que estudos futuros priorizem compreender melhor como o efeito de prioridade ocorre em ambientes aquáticos, que ainda são pouco explorados em relação ao ambiente terrestre. Preencher essa lacuna é relevante, pois o efeito de prioridade pode ser impulsionado de maneiras divergentes especialmente motivados pelo nível e velocidade da água entre os *habitats* aquáticos, que podem atuar como um obstáculo para a colonização e o estabelecimento das espécies aquáticas.

Há ainda um grande viés biogeográfico, com maior concentração de estudos desenvolvidos em regiões temperadas, confirmando revisões anteriores (Weidlich et al., 2021). O continente africano, por exemplo, que em grande parte de seu território se localiza em zona tropical (Li et al., 2023), não empregou nenhum estudo a respeito do efeito de prioridade, embora as regiões dos trópicos abriguem a maior diversidade de espécies (Mittelbach, 2017), que podem também ser afetadas pela ordem de chegada. Outra lacuna identificada é a baixa quantidade de estudos que investigaram interações entre espécies



não-nativas, embora conforme o número de introduções de espécies aumente, a probabilidade de que espécies não-nativas possam coocorrer no mesmo *habitat* também seja elevada (Russel et al., 2014). Assim, apesar das evidências do impacto isolado, torna-se relevante a necessidade de mais estudos relativos às interações entre espécies não-nativas que ocorrem simultaneamente (Kuebbing, 2013; Rauschert & Shea, 2017).

## REFERÊNCIAS

- ABBAS, S., NICHOL, J. E., ZHANG, J., & FISCHER, G. A. (2019). The accumulation of species and recovery of species composition along a 70 year succession in a tropical secondary forest. *Ecological Indicators*, 106. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105524>
- ARONSON, M. F. J., & GALATOWITSCH, S. (2008). Long-term vegetation development of restored prairie pothole wetlands. *Wetlands*, 28(4). <https://doi.org/10.1672/08-142.1>
- BAETEN, L., VELGHE, D., VANHELLEMONT, M., de FRENNE, P., HERMY, M., & VERHEYEN, K. (2010). Early Trajectories of Spontaneous Vegetation Recovery after Intensive Agricultural Land Use. *Restoration Ecology*, 18(SUPPL. 2). <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2009.00627.x>
- BAROT, S., & GIGNOUX, J. (2004). Mechanisms promoting plant coexistence: Can all the proposed processes be reconciled? In *Oikos* (Vol. 106, Issue 1). <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13038.x>
- BARRAT-SEGRETAIN, M. H. (1996). Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: A review. In *Vegetatio* (Vol. 123, Issue 1). <https://doi.org/10.1007/BF00044885>
- BEAUCHAMP, V. B., SWAN, C. M., SZLAVECZ, K., & HU, J. (2015). Riparian community structure and soil properties of restored urban streams. *Ecohydrology*, 8(5). <https://doi.org/10.1002/eco.1644>
- BLACKFORD, C., GERMAIN, R. M., & GILBERT, B. (2020). Species differences in phenology shape coexistence. *American Naturalist*, 195(6). <https://doi.org/10.1086/708719>
- BORNETTE, G., & PUIJALON, S. (2009). Macrophytes: Ecology of Aquatic Plants. In *Encyclopedia of Life Sciences*. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0020475>
- BORNETTE, G., & PUIJALON, S. (2011). Response of aquatic plants to abiotic factors: A review. In *Aquatic Sciences* (Vol. 73, Issue 1). <https://doi.org/10.1007/s00027-010-0162-7>
- BURKLE, L. A., & BELOTE, R. T. (2015). Soil mutualists modify priority effects on plant productivity, diversity, and composition. *Applied Vegetation Science*, 18(2). <https://doi.org/10.1111/avsc.12149>
- BYUN, C. (2023). Role of priority effects in invasive plant species management: Early arrival of native seeds guarantees the containment of invasion by Giant ragweed. *Ecology and Evolution*, 13(3). <https://doi.org/10.1002/ece3.9940>
- CADOTTE, M. W. (2023). The interacting influences of competition, composition and diversity determine successional community change. *Journal of Ecology*, 111(8). <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14135>

- CALLAWAY, R. M. (1995). Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 61(4). <https://doi.org/10.1007/BF02912621>
- CANFIELD, D. E., & HOYER, M. v. (1988). Influence of nutrient enrichment and light availability on the abundance of aquatic macrophytes in Florida streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45(8). <https://doi.org/10.1139/f88-171>
- CHASE, J. M. (2003). Community assembly: When should history matter? In *Oecologia* (Vol. 136, Issue 4). <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1311-7>
- CHADWELL, T. B., & ENGELHARDT, K. A. M. (2008). Effects of pre-existing submersed vegetation and propagule pressure on the invasion success of *Hydrilla verticillata*. *Journal of Applied Ecology*, 45(2). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01384.x>
- CHOI, Y. D., KELLEHER, E. M., BIRD, E. J., & MURPHY, S. (2024). Active versus passive restoration of tallgrass prairie in the U.S. Midwest: plant species diversity and assemblage, net primary production and soil carbon sequestration. *Restoration Ecology*, 32(3). <https://doi.org/10.1111/rec.14021>
- CLELAND, E. E., ESCH, E., & MCKINNEY, J. (2015). Priority effects vary with species identity and origin in an experiment varying the timing of seed arrival. *Oikos*, 124(1). <https://doi.org/10.1111/oik.01433>
- CLEMENTS, F. E. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Washington: Carnegie Institution of Washington, 1916.
- CONNELL, J. H., & SLATYER, R. O. (1977). Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *The American Naturalist*, 111(982). <https://doi.org/10.1086/283241>
- COX, R. D., & ALLEN, E. B. (2011). The roles of exotic grasses and forbs when restoring native species to highly invaded southern California annual grassland. *Plant Ecology*, 212(10). <https://doi.org/10.1007/s11258-011-9942-y>
- COLLINGE, S. K., & RAY, C. (2009). Transient patterns in the assembly of vernal pool plant communities. *Ecology*, 90(12). <https://doi.org/10.1890/08-2155.1>
- D'ANTONIO, C. M., HUGHES, R. F., & VITOUSEK, P. M. (2001). Factors Influencing Dynamics of Two Invasive C 4 Grasses in Seasonally Dry Hawaiian Woodlands. *Ecology*, 82(1). <https://doi.org/10.2307/2680088>
- DAEHLER, C. C. (2003). Performance Comparisons of Co-Occurring Native and Alien Invasive Plants: Implications for Conservation and Restoration. In *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* (Vol. 34). <https://doi.org/10.1146/annurev.ecol-sys.34.011802.132403>
- DRAKE, J. A. (1991). Community-assembly mechanics and the structure of an experimental species ensemble. *American Naturalist*, 137(1). <https://doi.org/10.1086/285143>

ELLIOT, T. L., SPALINK, D., LARRIDON, I., ZUNTINI, A. R., ESCUDERO, M., HACKEL, J., BARRETT, R. L., MARTÍN-BRAVO, S., MÁRQUEZ-CORRO, J. I., GRANADOS MENDOZA, C., MASHAU, A. C., ROMERO-SOLER, K. J., ZHIGILA, D. A., GEHRKE, B., AANDRINO, C. O., CRAYN, D. M., VORONTSOVA, M. S., FOREST, F., BAKER, W. J., ... MUASYA, A. M. (2023). Global analysis of Poales diversification – parallel evolution in space and time into open and closed habitats. *New Phytologist*. <https://doi.org/10.1111/nph.19421>

EVANGELISTA, H. B., MICHELAN, T. S., GOMES, L. C., & THOMAZ, S. M. (2017). Shade provided by riparian plants and biotic resistance by macrophytes reduce the establishment of an invasive Poaceae. *Journal of Applied Ecology*, 54(2). <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12791>

FERREIRA, P. M. D. A., & EGGERS, L. (2008). Espécies de Cyperaceae do Centro de Pesquisa e Conservação da Natureza Pró-Mata, município de São Francisco de Paula, RS, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 22(1). <https://doi.org/10.1590/S0102-33062008000100018>

FRANKLIN, P., DUNBAR, M., & WHITEHEAD, P. (2008). Flow controls on lowland river macrophytes: A review. In *Science of the Total Environment* (Vol. 400, Issues 1–3). <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2008.06.018>

FRY, E. L., PILGRIM, E. S., TALLOWIN, J. R. B., SMITH, R. S., MORTIMER, S. R., BEAUMONT, D. A., SIMKIN, J., HARRIS, S. J., SHIEL, R. S., QUIRK, H., HARRISON, K. A., LAWSON, C. S., HOBBS, P. J., & BARDGETT, R. D. (2017). Plant, soil and microbial controls on grassland diversity restoration: a long-term, multi-site mesocosm experiment. *Journal of Applied Ecology*, 54(5). <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12869>

FUKAMI, T. (2015). Historical Contingency in Community Assembly: Integrating Niches, Species Pools, and Priority Effects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160340>

GLEASON, H. A. (1917). The Structure and Development of the Plant Association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 44(10). <https://doi.org/10.2307/2479596>

GOODALE, K. M., & WILSEY B. J. (2018). Priority effects are affected by precipitation variability and are stronger in exotic than native grassland species. *Plant Ecology*, 219(4). <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0806-6>

GRMAN, E., & SUDING, K. N. (2010). Within-Year Soil Legacies Contribute to Strong Priority Effects of Exotics on Native California Grassland Communities. *Restoration Ecology*, 18(5). <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2008.00497.x>

GRMAN, E., BASSET, T., & BRUDVIG, L. A. (2013). Confronting contingency in restoration: Management and site history determine outcomes of assembling prairies, but site characteristics and landscape context have little effect. *Journal of Applied Ecology*, 50(5). <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12135>

HARVEY, A. J., SIMANONOK, S. C., REW, L. J., PRATHER, T. S., & MANGOLD, J. M. (2020). Effect of pseudoroegneria spicata (bluebunch wheatgrass) seeding date on establishment and resistance to invasion by bromus tectorum (cheatgrass). *Ecological Restoration*, 38(3). <https://doi.org/10.3368/ER.38.3.145>

HESS, M. C. M., MESLÉARD, F., & BUISSON, E. (2019). Priority effects: Emerging principles for invasive plant species management. In *Ecological Engineering* (Vol. 127). doi: 10.1016/j.ecoleng.2018.11.011

HESS, M. C. M., BUISSON, E., FONTES, H., BACON, L., SABATIER, F., & MESLÉARD, F. (2020). Giving recipient communities a greater head start and including productive species boosts early resistance to invasion. *Applied Vegetation Science*, 23(3). <https://doi.org/10.1111/avsc.12502>

HESS, M. C. M., MESLÉARD, F., YOUNG, T. P., de FREITAS, B., HAVENEERS, N., & BUISSON, E. (2022). Altering native community assembly history influences the performance of an annual invader. *Basic and Applied Ecology*, 59. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2022.01.004>

HUANCA NUÑEZ, N., CHAZDON, R. L., & RUSSO, S. E. (2021). Seed-rain–successional feedbacks in wet tropical forests. *Ecology*, 102(7). <https://doi.org/10.1002/ecy.3362>

HUSSNER, A., STIERS, I., VERHOFSTAD, M. J. J. M., BAKKER, E. S., GRUTTERS, B. M. C., HAURY, J., van VALKENBURG, J. L. C. H., BRUNDU, G., NEWMAN, J., CLAYTON, J. S., ANDERSON, L. W. J., & HOFSTRA, D. (2017). Management and control methods of invasive alien freshwater aquatic plants: A review. In *Aquatic Botany* (Vol. 136). <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2016.08.002>

JANAUER, G. A., SCHMIDT-MUMM, U., & SCHIMIDT, B. (2010). Aquatic macrophytes and water current velocity in the Danube River. *Ecological Engineering*, 36(9). <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2010.05.002>

JIMÉNEZ, M. M., & BALANDRA, M. A. G. (2022). Geographic distribution and the invasive scope of aquatic plants in México. *BioInvasions Records*, 11(1). <https://doi.org/10.3391/bir.2022.11.1.01>

JUDD, W.S; CAMPBELL, C.S.; KELLOGG, E.A.; Stevens, P.F.; Donoghue, M.J. 2016. *Plant Systematics: a phylogenetic approach*. 4<sup>th</sup> Ed. Sunderland: Sinauer Associates Publishers. 678 p.

KAPOOR, B., KUMAR, P., VERMA, V., IRFAN, M., SHARMA, R., & BHARGAVA, B. (2023). How plants conquered land: evolution of terrestrial adaptation. In *Journal of Evolutionary Biology* (Vol. 36, Issue 1). <https://doi.org/10.1111/jeb.14062>

KARDOL, P., SOUZA, L., & CLASSEN, A. T. (2013). Resource availability mediates the importance of priority effects in plant community assembly and ecosystem function. *Oikos*, 122(1). <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20546.x>

KISS, R., DEÁK, B., TÓTH, K., LUKÁCS, K., RÁDAI, Z., KELEMEN, A., Migléc, T., TÓTH, Á., GODÓ, L., & VALKÓ, O. (2022). Co-seeding grasses and forbs supports restoration of species-rich grasslands and improves weed control in ex-arable land. *Scientific Reports*, 12(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-022-25837-4>

KÖRNER, C., STÖCKLIN, J., REUTHER-THIÉBAUD, L., & PELAEZ-RIEDL, S. (2008). Small differences in arrival time influence composition and productivity of plant communities. *New Phytologist*, 177(3). <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02287.x>

KUEBBING, S. E., NUÑEZ, M. A., & SIMBERLOFF, D. (2013). Current mismatch between research and conservation efforts: The need to study co-occurring invasive plant species. In *Biological Conservation* (Vol. 160). <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.01.009>

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*, 194. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104717>

LI, Y., WANG, Y., WANG, X., ZHANG, X., & CHEN, X. (2023). The impacts of climate change on regional temperature characteristics and climate zones. *Theoretical and Applied Climatology*, 152(1–2). <https://doi.org/10.1007/s00704-023-04368-6>

LOCKWOOD, J. L., & PIMM, S. L. (2009). When does restoration succeed? In *Ecological Assembly Rules*. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511542237.014>

LOUBACK-FRANCO, N., DAINEZ-FILHO, M. S., SOUZA, D. C., & THOMAZ, S. M. (2020). A native species does not prevent the colonization success of an introduced submerged macrophyte, even at low propagule pressure. *Hydrobiologia*, 847(7). <https://doi.org/10.1007/s10750-019-04116-w>

LOWE, S., BROWNE M., BOUDJELAS, S., De POORTER M. (2000) 100 of the World's Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN), 12pp.

SOONS, M. B. (2006). Wind dispersal in freshwater wetlands: Knowledge for conservation and restoration. *Applied Vegetation Science*, 9(2). <https://doi.org/10.1111/j.1654-109x.2006.tb00676.x>

MASON, T. J., FRENCH, K., & JOLLEY, D. (2013). Arrival order among native plant functional groups does not affect invasibility of constructed dune communities. *Oecologia*, 173(2). <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2628-5>

MARTIN, L. M., & WILSEY, B. J. (2012). Assembly history alters alpha and beta diversity, exotic-native proportions and functioning of restored prairie plant communities. *Journal of Applied Ecology*, 49(6). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02202.x>

MICHELAN, T. S., THOMAZ, S. M., BANDO, F. M., & BINI, L. M. (2018). Competitive effects hinder the recolonization of native species in environments densely occupied by one invasive exotic species. *Frontiers in Plant Science*, 9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01261>

MITTELBAACH, G. G. (2017). A matter of time for tropical diversity. In *Nature* (Vol. 550, Issue 7674). <https://doi.org/10.1038/nature24142>

MOORE, J. E., & FRANKLIN, S. B. (2012). Water stress interacts with early arrival to influence interspecific and intraspecific priority competition: A test using a greenhouse study. *Journal of Vegetation Science*, 23(4). <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01388.x>

MOORE, J. E., WOLFE, J. D., & FRANKLIN, S. B. (2014). Growth responses of different aged individuals of *Xanthium strumarium* L. in flooded conditions. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 141(1). <https://doi.org/10.3159/TORREY-D-13-00031.1>

MORIN, P. J. (2011). Temporal Patterns: Seasonal Dynamics, Priority Effects, and Assembly Rules. In *Community Ecology*. <https://doi.org/10.1002/9781444341966.ch9>

MOTITSOE, S. N., HILL, J. M., COETZEE, J. A., & HILL, M. P. (2022). Invasive alien aquatic plant species management drives aquatic ecosystem community recovery: An exploration using stable isotope analysis. *Biological Control*, 173. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2022.104995>

PAGE, M. J., MCKENZIE, J. E., BOSSUYT, P. M., BOUTRON, I., HOFFMANN, T. C., MUÇROW, C. D., SHAMSEER, L., TETZLAFF, J. M., AKL, E. A., BRENNAN, S. E., CHOU, R., GLANVILLE, J., GRIMSHAW, J. M., HRÓBJARTSSON, A., LALU, M. M., LI, T., LODER, E. W., MAYO-WILSON, E., MCDONALD, S., ... MOHER, D. (2021). The PRISMA 2020 statement: An updated guideline for reporting systematic reviews. In *The BMJ* (Vol. 372). <https://doi.org/10.1136/bmj.n71>

PARK, S., KIM, J. H., & LEE, E. J. (2022). Resistance of plant communities to invasion by tall fescue: An experimental study combining species diversity, functional traits and nutrient levels. *Basic and Applied Ecology*, 58. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.12.002>

PETSCH, D. K., COTTENIE, K., PADIAL, A. A., DIAS, J. D., BONECKER, C. C., THOMAZ, S. M., & MELO, A. S. (2021). Floods homogenize aquatic communities across time but not across space in a Neotropical floodplain. *Aquatic Sciences*, 83(1). <https://doi.org/10.1007/s00027-020-00774-4>

PLOUGHE, L. W., CARLYLE, C. N., & FRASER, L. H. (2020). Priority effects: How the order of arrival of an invasive grass, *Bromus tectorum*, alters productivity and plant community structure when grown with native grass species. *Ecology and Evolution*, 10(23). <https://doi.org/10.1002/ece3.6908>

POTT, V. J., POTT, A., LIMA, L. C. P., MOREIRA, S. N., & OLIVEIRA, A. K. M. (2011). Aquatic macrophyte diversity of the Pantanal wetland and upper basin. In *Brazilian Journal of Biology* (Vol. 71, Issue 1 SUPPL.). <https://doi.org/10.1590/s1519-69842011000200004>.

POWO (2024). "Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; <http://www.plantsoftheworldonline.org/> Retrieved 17 April 2024.

QIN, T. J., GUAN, Y. T., QUAN, H., DONG, B. C., LUO, F. L., ZHANG, M. X., LI, H. L., & YU, F. H. (2019). Growth traits of the exotic plant *Hydrocotyle vulgaris* and the evenness of resident plant communities are mediated by community age, not species diversity. *Weed Research*, 59(5). <https://doi.org/10.1111/wre.12373>

RAUNKIAR, C. 1934. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, Clarendon.

RAUSCHERT, E. S. J., & SHEA, K. (2017). Competition between similar invasive species: modeling invasional interference across a landscape. *Population Ecology*, 59(1). <https://doi.org/10.1007/s10144-016-0569-7>

REBELE, F., & LEHMANN, C. (2016). Twenty years of woodland establishment through natural succession on a sandy landfill site in Berlin, Germany. *Urban Forestry and Urban Greening*, 18. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2016.06.006>

REID, M., & CAPON, S. (2011). Role of the soil seed bank in vegetation responses to environmental flows on a drought-affected floodplain. *River Systems*, 19(3). <https://doi.org/10.1127/1868-5749/2011/019-0022>

RUSSELL, J. C., SATARUDDIN, N. S., & HEARD, A. D. (2014). Over-invasion by functionally equivalent invasive species. *Ecology*, 95(8). <https://doi.org/10.1890/13-1672.1>

SARNEEL, J. M., KARDOL, P., & NILSSON, C. (2016). The importance of priority effects for riparian plant community dynamics. *Journal of Vegetation Science*, 27(4). <https://doi.org/10.1111/jvs.12412>

SCHANTZ, M. C., SHELEY, R. L., & JAMES, J. J. (2015). Role of propagule pressure and priority effects on seedlings during invasion and restoration of shrub-steppe. *Biological Invasions*, 17(1). <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0705-2>

SOONS, M. B., van der VLUGT, C., van LITH, B., HEIL, G. W., & KLAASSEN, M. (2008). Small seed size increases the potential for dispersal of wetland plants by ducks. *Journal of Ecology*, 96(4). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01372.x>

STEVENS, J. M., & FEHMI, J. S. (2011). Early establishment of a native grass reduces the competitive effect of a non-native grass. *Restoration Ecology*, 19(3). <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2009.00565.x>



STUBLE, K. L., & SOUZA, L. (2016). Priority effects: natives, but not exotics, pay to arrive late. *Journal of Ecology*, *104*(4). <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12583>

STUBLE, K. L., & YOUNG, T. P. (2020). Priority treatment leaves grassland restoration vulnerable to invasion. In *Diversity* (Vol. 12, Issue 2). <https://doi.org/10.3390/d12020071>

THOMAZ, S. M., BINI, L. M., & BOZELLI, R. L. (2007). Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, *579*(1). <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0285-y>

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). <https://doi.org/10.1016/j.actao.2009.05.008>

TORRES, A., RODRÍGUEZ-CABAL, M. A., & NÚÑEZ, M. A. (2022). Do not come late to the party: initial success of nonnative species is contingent on timing of arrival of co-occurring nonnatives. *Biological Invasions*, *24*(2). <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02660-y>

ULRICH, E., & PERKINS, L. (2014). *Bromus inermis* and *Elymus canadensis* but not *Poa pratensis* demonstrate strong competitive effects and all benefit from priority. *Plant Ecology*, *215*(11). <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0385-0>

UMETSU, C. A., EVANGELISTA, H. B. A., & THOMAZ, S. M. (2012). The colonization, regeneration, and growth rates of macrophytes from fragments: A comparison between exotic and native submerged aquatic species. *Aquatic Ecology*, *46*(4). <https://doi.org/10.1007/s10452-012-9413-0>

van der VALK, A. G., & BAALMAN, M. A. (2018). Effects of Seed Treatments, Delayed Planting and Groundwater Levels on the Restoration of Sedge Meadows. *Wetlands*, *38*(5). <https://doi.org/10.1007/s13157-018-1036-3>

VAUGHN, K. J., & YOUNG, T. P. (2015). Short-term priority over exotic annuals increases the initial density and longer-term cover of native perennial grasses. *Ecological Applications*, *25*(3). <https://doi.org/10.1890/14-0922.1>

von GILLHAUSSEN, P., RASCHER, U., JABLONOWSKI, N. D., PLÜCKERS, C., BEIERKUHNLEIN, C., & TEMPERTON, V. M. (2014). Priority effects of time of arrival of plant functional groups override sowing interval or density effects: A grassland experiment. *PLoS ONE*, *9*(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086906>

WAINWRIGHT, C. E., WOLKOVICH, E. M., & CLELAND, E. E. (2012). Seasonal priority effects: Implications for invasion and restoration in a semi-arid system. *Journal of Applied Ecology*, *49*(1). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02088.x>

WARD, S. A., & THORNTON, I. W. B. (2000). Chance and determinism in the development of isolated communities. *Global Ecology and Biogeography*, *9*(1). <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00196.x>

WEIDLICH, E. W. A., von GILLHAUSSEN, P., DELORY, B. M., BLOSSFELD, S., POORTER, H., & TEMPERTON, V. M. (2017). The importance of being first: Exploring priority and diversity effects in a grassland field experiment. *Frontiers in Plant Science*, 7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.02008>

WEIDLICH, E. W. A., von GILLHAUSSEN, P., MAX, J. F. J., DELORY, B. M., JABLONOWSKI, N. D., RASCHER, U., & TEMPERTON, V. M. (2018a). Priority effects caused by plant order of arrival affect below-ground productivity. *Journal of Ecology*, 106(2). <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12829>

WEIDLICH, E. W. A., TEMPERTON, V. M., & FAGET, M. (2018b). Neighbourhood stories: role of neighbour identity, spatial location and order of arrival in legume and non-legume initial interactions. *Plant and Soil*, 424(1–2). <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3398-3>

WEIDLICH, E. W. A., NELSON, C. R., MARON, J. L., CALLAWAY, R. M., DELORY, B. M., & Temperton, V. M. (2021). Priority effects and ecological restoration. *Restoration Ecology*, 29(1). <https://doi.org/10.1111/rec.13317>

WERNER, C. M., VAUGHN, K. J., STUBLE, K. L., WOLF, K., & YOUNG, T. P. (2016). Persistent asymmetrical priority effects in a California grassland restoration experiment. *Ecological Applications*, 26(6). <https://doi.org/10.1890/15-1918.1>

WOHLWEND, M. R., SCHUTZENHOFER, M. R., & KNIGHT, T. M. (2019). Long-term experiment manipulating community assembly results in favorable restoration outcomes for invaded prairies. *Restoration Ecology*, 27(6). <https://doi.org/10.1111/rec.13006>

YELENIK, S. G., D'ANTONIO, C. M., & AUGUST-SCHMIDT, E. (2017). The influence of soil resources and plant traits on invasion and restoration in a subtropical woodland. *Plant Ecology*, 218(10). <https://doi.org/10.1007/s11258-017-0757-3>

YOUNG, T. P., STUBLE, K. L., BALACHOWSKI, J. A., & WERNER, C. M. (2017). Using priority effects to manipulate competitive relationships in restoration. *Restoration Ecology*, 25. <https://doi.org/10.1111/rec.12384>

ZEFFERMAN, E. P. (2015). Experimental tests of priority effects and light availability on relative performance of *Myriophyllum spicatum* and *Elodea nuttallii* propagules in artificial stream channels. *PLoS ONE*, 10(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0120248>

ZHOU, J., PAN, X., XU, H., WANG, Q., & CUI, L. (2017). Invasive *Eichhornia Crasipes* affects the capacity of submerged macrophytes to utilize nutrients. *Sustainability (Switzerland)*, 9(4). <https://doi.org/10.3390/su9040565>

ZUO, S., LI, H., MA, Y., & CALLAWAY, R. M. (2016). Temporal priority effects on competition are not consistent among intermountain grassland species. *Acta Oecologica*, 75. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2016.07.003>

