



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

FERNANDA MOREIRA FLORÊNCIO

**Preditores abióticos e bióticos da abundância de uma macrófita nativa e  
uma macrófita invasora em um reservatório subtropical**

Maringá  
2021

FERNANDA MOREIRA FLORÊNCIO

**Predadores abióticos e bióticos da abundância de uma macrófita nativa e  
uma macrófita invasora em um reservatório subtropical**

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

Coorientador: Prof. Dr. Diego Corrêa Alves

Maringá  
2021

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

F632p Florêncio, Fernanda Moreira, 1996-  
Preditores abióticos e bióticos da abundância de uma macrófita nativa e uma macrófita invasora em um reservatório subtropical / Fernanda Moreira Florêncio. -- Maringá, 2021.  
36 f. : il.

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)-- Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2021.  
Orientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.  
Coorientador: Prof. Dr. Diego Corrêa Alves.

1. Ecologia de reservatórios - Macrófitas aquáticas submersas nativas e invasoras - Abundância - Itaipu Binacional (Brasil/Paraguai). 2. Ecologia de reservatórios - Preditores abióticos e bióticos - Itaipu Binacional (Brasil/Paraguai). 3. Itaipu Binacional (Brasil/Paraguai) - Nível da água - Abundância prévia - Efeitos de prioridade. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. – 577.6309816

FERNANDA MOREIRA FLORÊNCIO

**Predadores abióticos e bióticos da abundância de uma macrófita nativa e uma macrófita invasora em um reservatório subtropical**

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 Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

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

Dr.<sup>a</sup> Vanessa de Carvalho Harthman Silveira  
Universidade Federal do Mato Grosso do Sul (UFMS)

Dr. Márcio José da Silveira  
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 23 de abril de 2021.

Local de defesa: Realizado em *home office*, via acesso remoto por videoconferência pelo aplicativo Google Meet, devido a situação do Covid-19.

Dedico este trabalho à resistência de  
todas as mulheres da história.

## AGRADECIMENTOS

À Deus e a todos os Orixás, por terem me dado clareza e força em todos os (duros) momentos durante o mestrado.

A minha mãe, Vanessa, meus dois pais, Mário e Rafael, meus avós, bisavós, tios e tias por toda a estrutura, força, conselhos e, especialmente, incentivo durante todo o processo da pós-graduação, nunca permitindo que eu me deixasse levar pelas dúvidas sobre minha capacidade.

A minha irmã, pela força incomensurável que me confere simplesmente por existir.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz, e meu coorientador, Prof. Dr. Diego Corrêa Alves, pela paciência e disposição em trocar milhares de e-mails nesses últimos dois anos, e por todos os ensinamentos, tanto profissionais quanto pessoais, que foram fundamentais para minha jornada até aqui.

A UEM, PEA e Nupélia e todos os seus servidores, pela infraestrutura disponibilizada para a realização do trabalho, apoio pessoal, formação profissional e assistência técnica.

A banca avaliadora, composta pela Dr.<sup>a</sup> Vanessa Harthman e pelo Dr. Márcio Silveira, por aceitarem meu convite com prontidão e pelas contribuições que, certamente, serão sensacionais.

Ao Marcinho, novamente, agora como parceiro de trabalho, pelo apoio fornecido desde a minha graduação, e por estar sempre à disposição em todos os perrengues.

Aos colegas de laboratório, por terem acolhido a aluna recém-chegada e totalmente perdida com um cafézinho passado na hora.

Aos colegas de turma, por dividirem comigo essa etapa incrível.

A Bateria Biotucada, pelos momentos de desestresse após longas jornadas de trabalho, e por proporcionar a aproximação de pessoas incríveis, como o Jonas, ao qual também sou extremamente grata por ter permanecido por perto, e por compartilhar madrugadas regadas de muita risada, de músicas de gosto duvidoso e muita Bohemia.

Ao Matheus Aleixo, pela amizade incondicional durante a graduação, pós-graduação e para o resto da vida, e pelo auxílio no meu desenvolvimento pessoal, pelas discussões (intelectuais ou não), e por dividir comigo nossa casa e a paternidade do cachorrinho mais carinhoso do universo, nosso Quiabo.

A Bianca, Carol e Sarah, por serem minhas amigas-irmãs e me apoiarem durante todo o processo, aconselhando, brigando e emanando força de onde quer que estejam.

A minha psicóloga, Camila, por literalmente ter me possibilitado chegar até o fim desse ciclo.

Ao Fernando Lansac Tôha, por ter sido essencial para o resultado final deste trabalho, pelo incentivo e apoio moral, profissional e por todo o crescimento e vivências inimagináveis proporcionados em menos de seis meses de convívio frequente.

Ao CNPq, pela bolsa concedida e pelo financiamento do projeto de pesquisa.

# **Preditores abióticos e bióticos da abundância de uma macrófita nativa e uma macrófita invasora em um reservatório subtropical**

## **RESUMO**

O sucesso da invasão de espécies não nativas depende de vários fatores. Populações nativas e características bióticas de ambientes não nativos podem oferecer resistência ao desenvolvimento de espécies não nativas. Porém, a colonização prévia de espécies nativas pode impor resistência ao desenvolvimento de espécies invasoras por meio de efeitos de prioridade. Nesta investigação utilizou-se um grande conjunto de dados (1120 amostragens durante 4 anos) obtidos em Reservatórios que podem facilitar a invasão de macrófitas submersas, uma vez que modificam o ambiente e fornecem condições abióticas favoráveis para o estabelecimento e desenvolvimento de macrófitas no reservatório de Itaipu (Brasil/Paraguai) para avaliar a relação entre a abundância da macrófita submersa nativa *Egeria najas* e da invasora *Hydrilla verticillata* e o nível da água, declividade litorânea e profundidade do disco de Secchi. Também se investigou, como a abundância concomitante e prévia de ambas as macrófitas se correlaciona. Uma modelagem espaço-temporal foi aplicada usando o método de Aproximações Aninhadas Integradas de Laplace, que controla o efeito da autocorrelação espaço-temporal. Os resultados indicam um importante papel da transparência da água, declividade litorânea e oscilações do nível da água (em termos de amplitude e aumento do nível hidrométrico), em um curto período de tempo (30 dias) para a dinâmica temporal da abundância das duas espécies. Contudo, as alterações dos níveis hidrométricos e do declive litorâneo afetaram mais *H. verticillata* em comparação a *E. najas*. Ademais, a abundância de cada espécie foi relacionada com a sua própria abundância em amostragens anteriores, evidenciando a importância da pressão do propágulo vegetativo e das estruturas de resistência para a recuperação populacional. A magnitude da interação entre as duas espécies ao ocorrerem concomitantemente no mesmo ponto foi dependente da abundância.

**Palavras-chave:** Nível da água. Itaipu. Abundância prévia. Pressão de propágulos. Invasão. Modelagem espaço-temporal.

# Abiotic and biotic predictors of the abundance of a native and an invasive macrophyte in a subtropical reservoir

## ABSTRACT

The invasion success of non-native species depends on several factors, and native populations and biotic characteristics of non-native environments can offer resistance to non-native species development. Reservoirs can facilitate submerged macrophyte invasion once it modifies the environment and provides favorable abiotic conditions to macrophyte establishment and development. However, previous colonization of native species can resist the development of invasive ones through priority effects. In this investigation we used large data-set (1120 samplings during 4 years) obtained in the Itaipu Reservoir (Brazil/Paraguay) to assess the relationship between the abundance of the native submerged macrophyte *Egeria najas* and of the invasive *Hydrilla verticillata* and the water level, littoral slope and Secchi disk depth. We also investigated how the concomitant and previous abundance of both macrophytes correlates. A spatial-temporal modeling was applied using Integrated Nested Laplace Approximations method, which controls the effect of spatial-temporal autocorrelation. Our results indicate an important role of water transparency, littoral slope and water level oscillations (in terms of amplitude and increased hydrometric level), in a short period of time (30 days) for the temporal dynamics of the abundance of both species. However, alterations of the hydrometric levels and of the littoral slope affected *H. verticillata* to a greater extent than *E. najas*. In addition, the abundance of each species was related with its own abundance in previous samplings, highlighting the importance of vegetative propagule pressure and resistance structures for population recovery. The magnitude of the interaction between both species in concomitant occurrence in the same site was abundance dependent.

**Keywords:** Water level. Itaipu. Previous abundance. Propagule pressure. Invasion. Spatial-temporal modelling.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Aquatic Botany*. Disponível em: <<https://www.elsevier.com/journals/aquatic-botany/0304-3770/guide-for-authors>>

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	<b>9</b>
<b>2</b>	<b>METODOLOGIA</b> .....	<b>11</b>
<b>2.1</b>	<b>Área de Estudo</b> .....	<b>11</b>
<b>2.2</b>	<b>Abundância de <i>Hydrilla verticillata</i> e <i>Egeria najas</i></b> .....	<b>12</b>
<b>2.3</b>	<b>Análises estatísticas</b> .....	<b>14</b>
<b>3</b>	<b>RESULTADOS</b> .....	<b>16</b>
<b>3.1</b>	<b>Descrição das variáveis</b> .....	<b>16</b>
<b>3.2</b>	<b>Modelos e variáveis selecionados</b> .....	<b>16</b>
<b>4</b>	<b>DISCUSSÃO</b> .....	<b>21</b>
<b>4.1</b>	<b>Relações abióticas</b> .....	<b>21</b>
<b>4.2</b>	<b>Relações bióticas</b> .....	<b>24</b>
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	<b>28</b>
	<b>APÊNDICE A – Estatística descritiva das variáveis</b> .....	<b>36</b>

## 1 INTRODUÇÃO

O sucesso da invasão e estabelecimento de espécies não nativas depende de diversos fatores, e o próprio ecossistema apresenta certa resistência à invasão (Elton, 1958). Para alcançar sucesso em um ambiente aquático, espécies não nativas devem superar três principais filtros ambientais: barreira geográfica (comumente facilitado por ação antrópica), fisiológica (promovida por fatores abióticos, como a transparência da água) e biótica, fornecido pela comunidade nativa (Elton, 1958; Rahel, 2002; Levine et al., 2004; Petruzzella et al., 2018).

Há evidências que reservatórios artificiais facilitam a invasão de espécies por diferirem de lagos naturais em diversos aspectos, e, conseqüentemente, enfraquecerem as três barreiras ambientais (Gois et al., 2015; Havel et al., 2005; Johnson et al., 2008; Raab et al., 2018). Isso é decorrente das drásticas alterações das características físicas, químicas e biológicas da água, como a redução da magnitude de pulsos de inundação e do aporte de sedimentos (aumentando a transparência da água) e alteração das comunidades e interações bióticas locais (Agostinho et al., 2016; Gois et al., 2015; Havel et al., 2005; Raab et al., 2018; Ruhi et al., 2019; Thomaz et al., 2015). No entanto, os reservatórios também são colonizados por espécies nativas. Um importante fator que pode influenciar a eficiência da resistência biótica, reduzindo a invasibilidade de espécies exóticas, é a colonização de espécies nativas antes da chegada da espécie não nativa, chamado de “efeito *a priori*” (Drake, 1991; Evangelista et al., 2017; Hess et al., 2019).

Macrófitas aquáticas ocupam um importante papel ecológico nos ecossistemas aquáticos (Spence, 1982; Agostinho et al., 2003). Ademais da transparência da água, um importante e bem documentado preditor da abundância de macrófitas aquáticas submersas enraizadas (Spence, 1982), as macrófitas também são afetadas negativamente pelo regime hidrológico, associado a mudanças da profundidade da região litorânea (Coops et al., 2003; Santos e Thomaz, 2007). Grandes oscilações do nível da água podem causar uma diminuição dessas populações, provavelmente em decorrência do encolhimento e exposição do *habitat* litorâneo, levando ao dessecamento das plantas (baixos níveis) e a diminuição da radiação subaquática (altos níveis) (Thomaz et al., 2006; Santos e Thomaz, 2007; Sousa et al., 2010). A amplitude dessa oscilação pode influenciar no tamanho do seu efeito sobre comunidades de macrófitas submersas, e tal amplitude se torna reduzida à jusante e, especialmente, imediatamente a montante das barragens de reservatórios artificiais do tipo fio d’água (Agostinho et al., 2016; Coops et al., 2003). Mas até mesmo estas reduzidas amplitudes

podem ocasionar grandes alterações nas dinâmicas das populações de plantas submersas (Santos e Thomaz, 2007; Coops et al., 2003).

*Hydrilla verticillata* (L.f) Royle e *Egeria najas* Planch são as macrófitas submersas enraizadas com maior frequência e abundância do reservatório de Itaipu (Sousa, 2011; Thomaz et al., 2009). *E. najas* é nativa do Brasil, enquanto *H. verticillata* é nativa da Ásia (Cook e Lüönd, 1982), e foi identificada no Brasil pela primeira vez em 2005 no reservatório de Porto Primavera, e em 2007 no reservatório de Itaipu, onde se estabeleceu com sucesso (Anderson et al., 2005; Thomaz et al., 2009; Pitelli et al., 2014). *H. verticillata* e *E. najas* pertencem à família Hydrocharitaceae e são morfológica e ecologicamente semelhantes, o que faz delas potenciais competidoras. Trabalhos observacionais indicam haver certa resistência da espécie nativa em relação a invasora (Pulzatto et al., 2019). Porém, devido à alta capacidade de colonização, crescimento e regeneração, *H. verticillata* apresenta vantagem competitiva sobre *E. najas* (Silveira et al., 2018, 2009; Umetsu et al., 2012) e ocasiona diversos impactos ecológicos, econômicos e sociais nos locais invadidos (Langeland, 1996).

Conhecer em detalhes as dinâmicas populacionais das duas espécies citadas, e também os fatores relacionados ao sucesso da invasão de *H. verticillata* são fundamentais para a compreensão da interação entre as espécies e complementação de métodos de conservação e de manejo de reservatórios. O principal objetivo deste trabalho foi verificar a relação de alterações do nível de água, com diferentes *lags* temporais, sobre a abundância de *E. najas* e *H. verticillata*, bem como o papel da declividade na relação de tais alterações. Ademais, investigou-se a relação entre a abundância concomitante de ambas as macrófitas, o papel da abundância prévia de uma das espécies sobre a abundância da outra (um indicador do efeito *a priori*), e a relação entre a abundância prévia e futura da própria espécie (um indicador da importância da colonização prévia da própria espécie sobre sua abundância futura).

Testou-se a hipótese de que (i) Ademais da transparência da água, a oscilação do nível da água também pode ser considerada um preditor da abundância de *E. najas* e *H. verticillata* em reservatórios do tipo fio d'água, especialmente em margens mais íngremes. Esta hipótese leva em consideração que, em ambientes com maior declividade, a zona litorânea (área de ocorrência de macrófitas aquáticas) é menor. Considerando-se que populações menores são mais suscetíveis a sofrerem extinções locais, populações em zonas litorâneas íngremes podem sofrer mais com a oscilação do nível da água. Em contraste, populações de zonas litorâneas menos íngremes são maiores, apresentando assim maior capacidade de recuperação após distúrbios decorrentes das oscilações dos níveis de água. Também foi testada a hipótese de

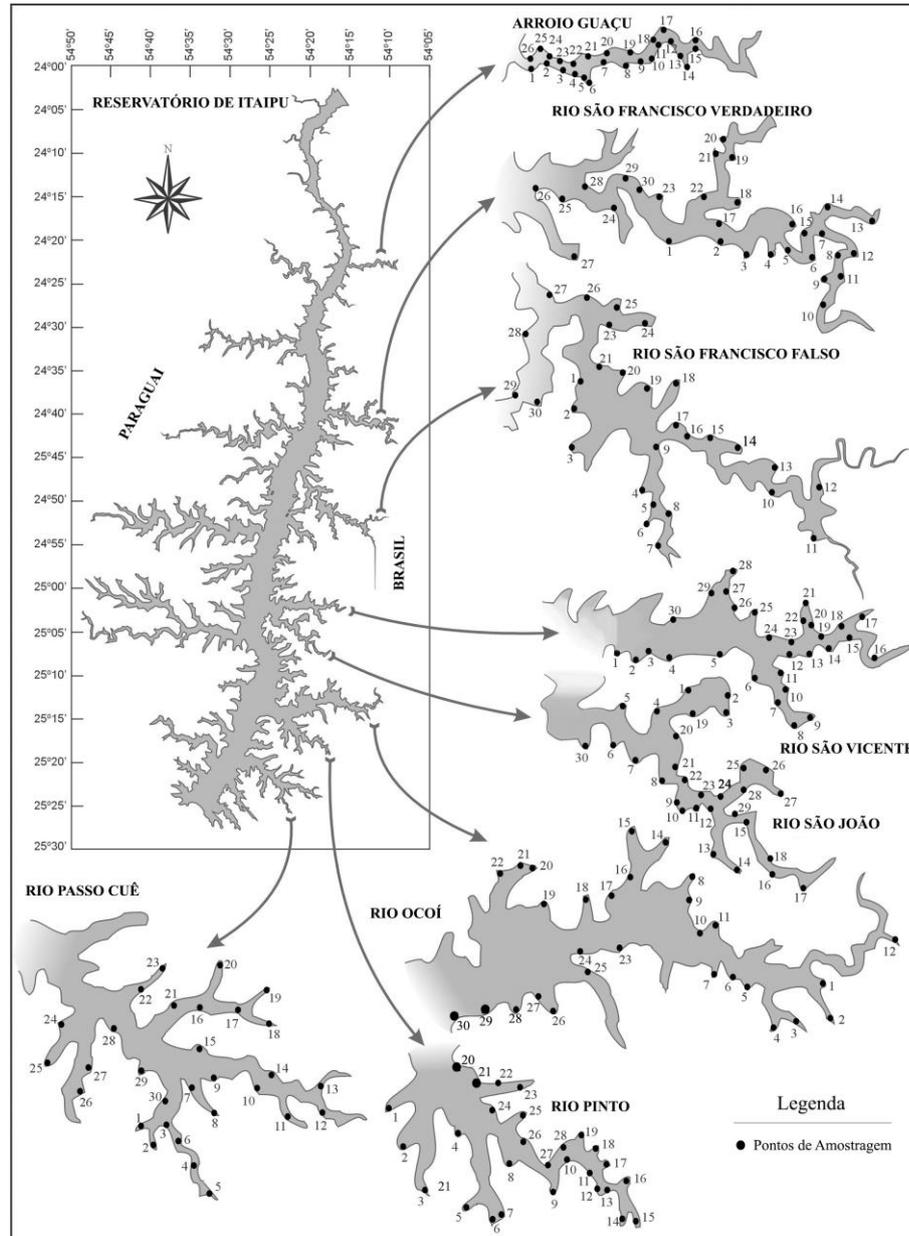
que (ii) a abundância de uma espécie é negativamente relacionada com abundância prévia da outra espécie. Essas expectativas consideram a intensa interação entre as duas espécies em decorrência dos semelhantes nichos (Silveira et al., 2018; Sousa et al., 2010), e principalmente a importância dos “efeitos *a priori*” em determinar os resultados da competição (Drake, 1991; Evangelista et al., 2017; Hess et al., 2019). Por fim, testou-se a hipótese de que (iii) a abundância da própria espécie nos meses anteriores aos períodos analisados (referida adiante como abundância prévia) também pode ser considerada um fator preditor para a abundância da espécie em foco. Tal efeito é esperado, dado que a pressão de propágulos vegetativos é um importante determinante do sucesso da colonização e estabelecimento de macrófitas submersas (Li et al., 2015; Liu et al., 2015). Conseqüentemente, espera-se que uma maior abundância de macrófita possa deixar mais fragmentos do que baixas abundância, facilitando a recuperação após os distúrbios.

## 2 METODOLOGIA

### 2.1 Área de Estudo

O reservatório de Itaipu localiza-se no rio Paraná, situado na divisa entre o Brasil e Paraguai (24°15'S e 54°00'W; Fig. 1). O mesmo foi inundado em outubro de 1982. Possui uma área de 1350 Km<sup>2</sup>, profundidade média de 22,5 m, 170 Km de extensão e tempo de residência de aproximadamente 40 dias. O reservatório tem vários braços, sendo que os oito braços maiores formados por tributários localizados na margem leste (lado brasileiro) foram escolhidos para esse estudo. Esses braços diferem em suas características limnológicas, especialmente na concentração de nutrientes e condutividade, importantes fatores para o desenvolvimento de macrófitas (Thomaz et al., 2009).

As amplas áreas litorâneas dos braços, em conjunto com a diminuição do fluxo e da turbidez causados pelo barramento, favorecem o crescimento de macrófitas submersas enraizadas no reservatório. As espécies de macrófitas submersas que apresentam maior frequência de ocorrência nos braços do reservatório são *Egeria najas* Planch, a exótica *Hydrilla verticillata* Royle, *Nitella* sp, *Egeria densa* Planch. e *Chara* sp, as duas últimas ocorrendo em baixa frequência (Mormul et al., 2009).



**Fig. 1.** Mapa indicando os pontos de amostragem no reservatório de Itaipu

## 2.2 Abundância de *Hydrilla verticillata* e *Egeria najas*

Foram coletados dados referentes a espécie submersa nativa (*Egeria najas*) e a espécie invasora (*Hydrilla verticillata*) de setembro de 2016 a março de 2019, em 230 a 235 pontos georeferenciados e distribuídos pelos braços do trecho brasileiro do reservatório de Itaipu (Fig. 1). As amostras foram tomadas com aproximadamente seis meses de intervalo entre cada campanha, totalizando seis amostragens. Porém, uma vez que a amostragem de setembro de 2016 foi a primeira, não havia a informação sobre a abundância prévia. Portanto, ela foi utilizada somente como parâmetro de análise ao relacionar a abundância prévia das espécies

em questão com a abundância na amostragem seguinte. Então, cinco campanhas foram utilizadas para a análise da abundância da espécie, totalizando 1120 coletas.

Para mensurar a taxa de abundância aditiva de cada espécie, em cada ponto foi feita uma transecção sinuosa de cerca de 100 m, paralela à costa do reservatório, utilizando-se um barco em velocidade baixa e constante. O sedimento foi vistoriado com um rastelo preso a um cano (4 m) até aproximadamente a profundidade máxima de ocorrência das espécies (cerca de 4 m) (Bini e Thomaz, 2005). O arraste desse rastelo permite a coleta de macrófitas submersas, que ficam presas a ele. Em cada transecção foram feitas 15 amostragens equidistantes (exceto em abril de 2017, quando foram feitas 12 amostragens).

Em cada um desses arrastos, mediu-se a abundância das macrófitas usando uma escala de zero a cinco, sendo zero equivalente à ausência de indivíduos e cinco à máxima biomassa possível registrada no rastelo. A taxa de abundância aditiva foi então estimada para cada ponto, somando todos os valores de abundância obtidos em cada amostragem. Portanto, a taxa de abundância aditiva variou entre zero (ausência de biomassa em todas as amostragens) e 60 ou 75 (presença máxima de biomassa em todas as 12 ou 15 amostragens) (Yin e Kreiling, 2011). Para facilitar a apresentação, usaremos somente “abundância absoluta” doravante, como sinônimo da taxa de abundância aditiva, a qual entrou como variável resposta no modelo. Tal variável não foi corrigida em relação à diferença do esforço amostral, pois a distribuição utilizada nos modelos faz esta correção automaticamente. Para entrar como variável preditora, a abundância absoluta de cada ponto foi dividida pelo máximo valor possível da abundância neste mesmo ponto (60 ou 75). Sendo assim, a abundância absoluta corrigida das espécies variou de zero (ausência) a um (abundância aditiva máxima). Também para facilitar, será utilizado “abundância relativa” como sinônimo da abundância absoluta corrigida.

### 2.3 Preditores abióticos

Em cada ponto, dados abióticos também foram mensurados. A transparência da água foi obtida com a profundidade (m) do disco Secchi. Considerando que o efeito da oscilação do nível de água pode ser influenciado pela declividade das margens, a declividade foi obtida a partir da equação 1:

$$\text{Declividade}(\%) = (dh/DH) \times 100 \quad (\text{Eq. 1})$$

Onde: dh = diferença da altitude e DH = distância horizontal entre as altitudes de 215-220 m acima do nível do mar (a.n.m.). Essas altitudes correspondem à zona litorânea do reservatório,

local propício para o estabelecimento de macrófitas submersas enraizadas. As altitudes foram fornecidas pela Itaipu Binacional.

Dados referentes à variação do nível da água no reservatório foram também fornecidos pela Itaipu Binacional. Considerando a data de cada coleta, foram calculados o nível máximo de água, o nível mínimo, amplitude da oscilação, quartil 1 (Q1) e quartil 3 (Q3) para três *lags* temporais – 30, 60 e 90 dias anteriores à coleta. A escolha de tais variáveis buscou abranger diferentes possíveis efeitos decorrentes da oscilação do nível de água sobre as populações de macrófitas, e a delimitação desses períodos baseou-se em dados obtidos anteriormente que demonstram que 3 meses são suficientes para a recuperação da biomassa de *E. najas* e *H. verticillata* após distúrbios decorrentes dos níveis de água (Sousa et al., 2010). A lógica dessa abordagem também se relaciona ao fato de que as observações pontuais de colonização de populações aquáticas decorrem de eventos prévios, não de eventos que são observados no dia de coleta (Leibold et al., 2010; Vass and Langenheder, 2017; Ohlberger et al., 2018).

## 2.4 Análises estatísticas

Para avaliar a relação entre a variação do nível hidrométrico, da declividade, da transparência da água e da abundância prévia e atual de cada espécie, *H. verticillata* e *E. najas*, sobre a abundância das duas espécies em questão, e para assegurar a independência espacial e temporal dos efeitos de cada variável preditora sobre as variáveis resposta, foram ajustados modelos regressivos de efeitos mistos sob a perspectiva bayesiana. A variável resposta (abundância absoluta) é de natureza discreta com limite superior, portanto, foi assumida uma distribuição binomial, a qual corrige automaticamente a diferença do esforço amostral. As distribuições posteriores foram obtidas para cada espécie utilizando o método determinístico de Aproximações Integradas Aninhadas de Laplace (*Integrated Nested Laplace Approximations* - INLA) por meio do pacote R-INLA (Rue et al., 2017) do software R (R Core Team, 2019). Para as distribuições *a priori* foram assumidas distribuições vagas, pouco informativas, seguindo o padrão do pacote.

Foi feita uma matriz de correlação para verificar se há redundância entre os parâmetros de nível de água. O nível mínimo e Q1, máximo e Q3, mínimo e máximo, mínimo e Q3 e máximo e Q1 apresentaram altos valores de correlação ( $r > 0,90$ ), o qual também foi verificado entre os *lags* temporais. Portanto, foram ajustados modelos separados para cada período temporal. Dentre eles, foram feitos diversos modelos abrangendo, em cada um deles, uma das combinações possíveis dessas variáveis (e.g.: Modelo 1 – nível mínimo e amplitude

em 30 dias; Modelo 2 – Q1 e amplitude em 30 dias etc), juntamente com os outros parâmetros ambientais e bióticos a serem analisados. Portanto, foram testadas todas as combinações possíveis das variáveis de nível de água, e posteriormente foi feita a seleção dos melhores modelos através do Critério de Informação de Watanabe-Akaike (*Watanabe-Akaike Information Criterion* - WAIC) (Watanabe, 2010). Em comparação com o Critério de Informação de Akaike (*Akaike's Information Criterion* – AIC) e o Critério de Informação de Desviância (*Deviance Information Criterion* - DIC), o WAIC tem a vantagem de usar a distribuição posterior como um todo, e não a média da estimativa dos parâmetros feita para cada ponto (Gelman et al., 2014).

Os efeitos fixos de cada modelo foram a profundidade do disco de Secchi, abundância relativa atual e prévia de cada espécie, os parâmetros representando a variação de nível de água citados acima e a declividade da margem em interação com tais parâmetros de nível de água. A constatação de uma interação significativa entre declividade e o nível de água pode ser interpretada como dependência do efeito da variação do nível de água à declividade do terreno. No modelo ajustado tendo a abundância absoluta de *H. verticillata* como variável resposta, foi adicionado um parâmetro quadrático na abundância relativa atual de *E. najas*, variável preditora neste modelo. E também, no modelo ajustado tendo a abundância absoluta de *E. najas* como variável resposta, foi adicionado um parâmetro quadrático na abundância relativa atual de *H. verticillata*. Esta tendência foi observada em uma exploração visual prévia dos dados. Todas as variáveis preditoras foram padronizadas para uma unidade de desvio padrão e média zero.

A necessidade de correção de uma possível autocorrelação espacial e temporal, presente frequentemente em dados ecológicos, foi avaliada através do ajuste de modelos com e sem controles espaciais e temporais, por meio de efeitos aleatórios. O modelo hierárquico espacial foi ajustado utilizando a abordagem da Equação Diferencial Parcial Estocástica (*Stochastic Partial Differential Equation* – SPDE) (Lindgren et al., 2011). Em um primeiro momento foi construída uma malha (*mesh*) não-convexa utilizando a função `inla.mesh.2d`, entrando com as coordenadas decimais de cada ponto amostral. Então, foi calculada uma matriz de projeção com a função `inla.spde.make.A`, e foi criado um modelo SPDE baseado no *mesh* criado para calibração por meio da função de calibração de Matérn `inla.spde2.matern`. No modelo hierárquico espaço-temporal, foi acrescentado o componente temporal na abordagem descrita acima, utilizando um intercepto aleatório para

cada tempo (modelo “iid”). A seleção do melhor modelo, tanto em relação aos efeitos fixos quanto aos efeitos aleatórios, foi feita através do WAIC.

O valor de WAIC do modelo não-hierárquico (sem nenhum efeito aleatório) foi 22.257,78, e o do modelo com efeito aleatório espacial foi 15.300,93. O melhor modelo foi o que apresentava estrutura de autocorrelação espaço-temporal, com valor de WAIC de 4.846,95. A partir deste modelo, que controla os efeitos espaciais e temporais, foram testados os efeitos das variáveis fixas.

### 3 RESULTADOS

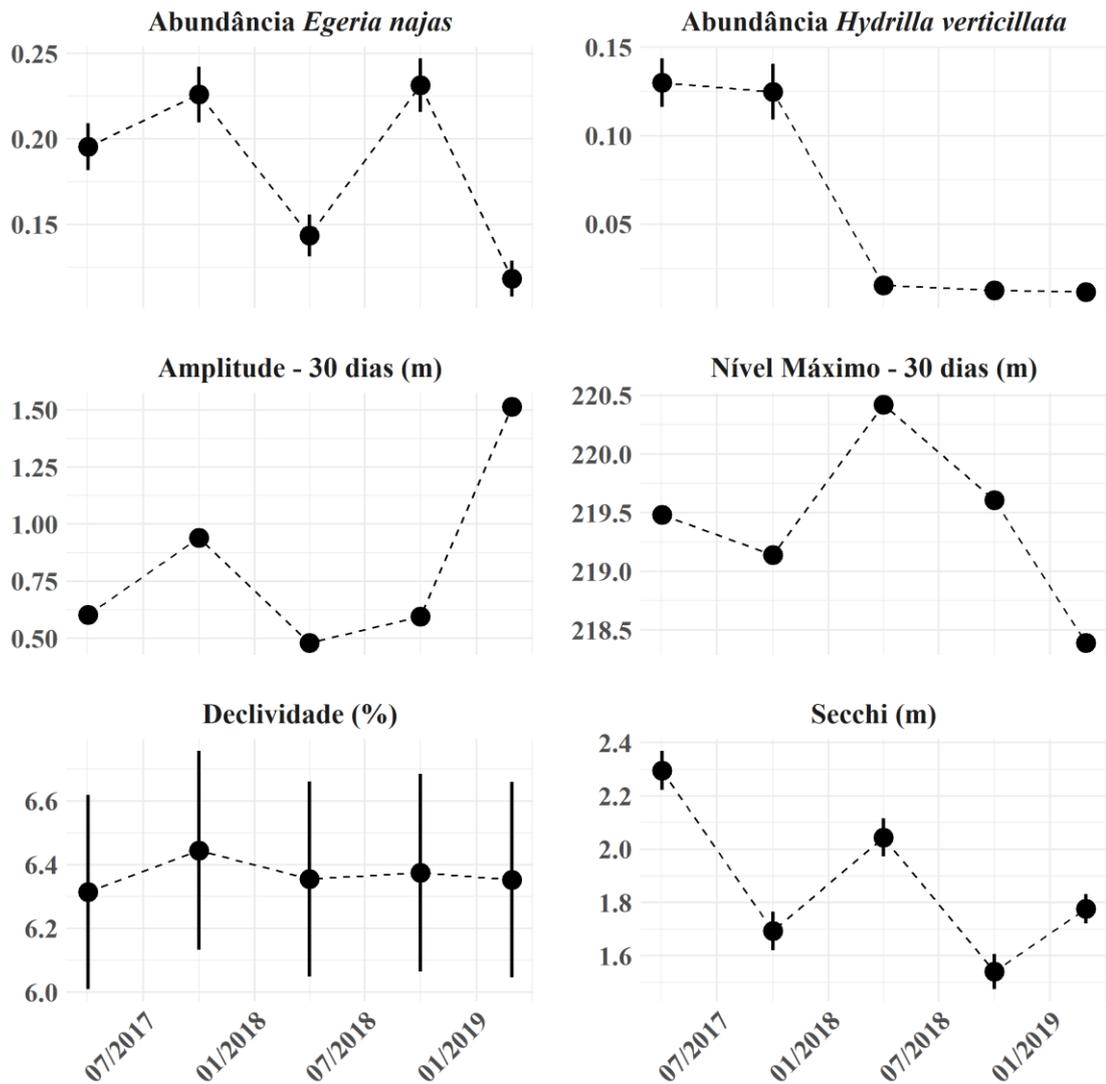
#### 3.1 Descrição das variáveis

Das 1120 coletas analisadas através de uma abordagem espaço-temporal, *Egeria najas* ocorreu 759 vezes (67,7%), enquanto *Hydrilla verticillata* ocorreu 277 vezes (24,7%). As espécies coocorreram em 254 coletas (22,6%), ao passo que *E. najas* ocorreu sozinha em 505 coletas (45,1%) e *H. verticillata* ocorreu sozinha em apenas 23 coletas (2,1%). Em 338 coletas (30,2%) não houve ocorrência de nenhuma das espécies analisadas. *E. najas* alcançou maior abundância relativa na segunda campanha de 2018, quando essa espécie atingiu o valor de 0,93 (máximo 1). *H. verticillata* atingiu a maior abundância relativa (0,97) na segunda campanha de 2017. A variação temporal das variáveis abióticas e da abundância relativa das espécies estão representados na Fig. 2, e os resultados da estatística descritiva das variáveis estão sumarizados na Tabela 1.

A oscilação do nível de água foi relativamente baixa (amplitude de 0,83 m e 2 m de variação do nível máximo ao longo de todo o período analisado), como é de se esperar para o reservatório de Itaipu, que é um reservatório do tipo fio d'água. Houve um amplo gradiente de declividade e de profundidade do disco de Secchi, mas os valores dessas variáveis em média são baixos.

#### 3.2 Modelos selecionados

Foi selecionado o melhor modelo para cada uma das duas espécies de acordo com o valor de WAIC. Nos dois modelos, foram selecionados os mesmos parâmetros para as duas espécies, sendo estes a profundidade do disco de Secchi, a abundância relativa atual da outra espécie com parâmetro quadrático, a abundância relativa prévia de ambas as espécies, a declividade em interação com a amplitude do nível de água dos 30 dias anteriores às coletas e o nível máximo de água no mesmo *lag* temporal (Apêndice A).



**Fig. 2.** Variação temporal da média (círculo preto) e erro padrão (barra preta) das variáveis selecionadas pelos melhores modelos de acordo com o WAIC. Abundância = abundância relativa; Amplitude = amplitude do nível hidrométrico; Nível máximo = nível máximo atingido pela água; Declividade = declividade da margem; Secchi = profundidade do disco de Secchi. O valor da declividade é fixo para cada ponto ao longo do tempo. Porém, nem todos os pontos existentes para a amostragem puderam ser acessados em todas as campanhas, o que explica a variação temporal da média e erro padrão da declividade.

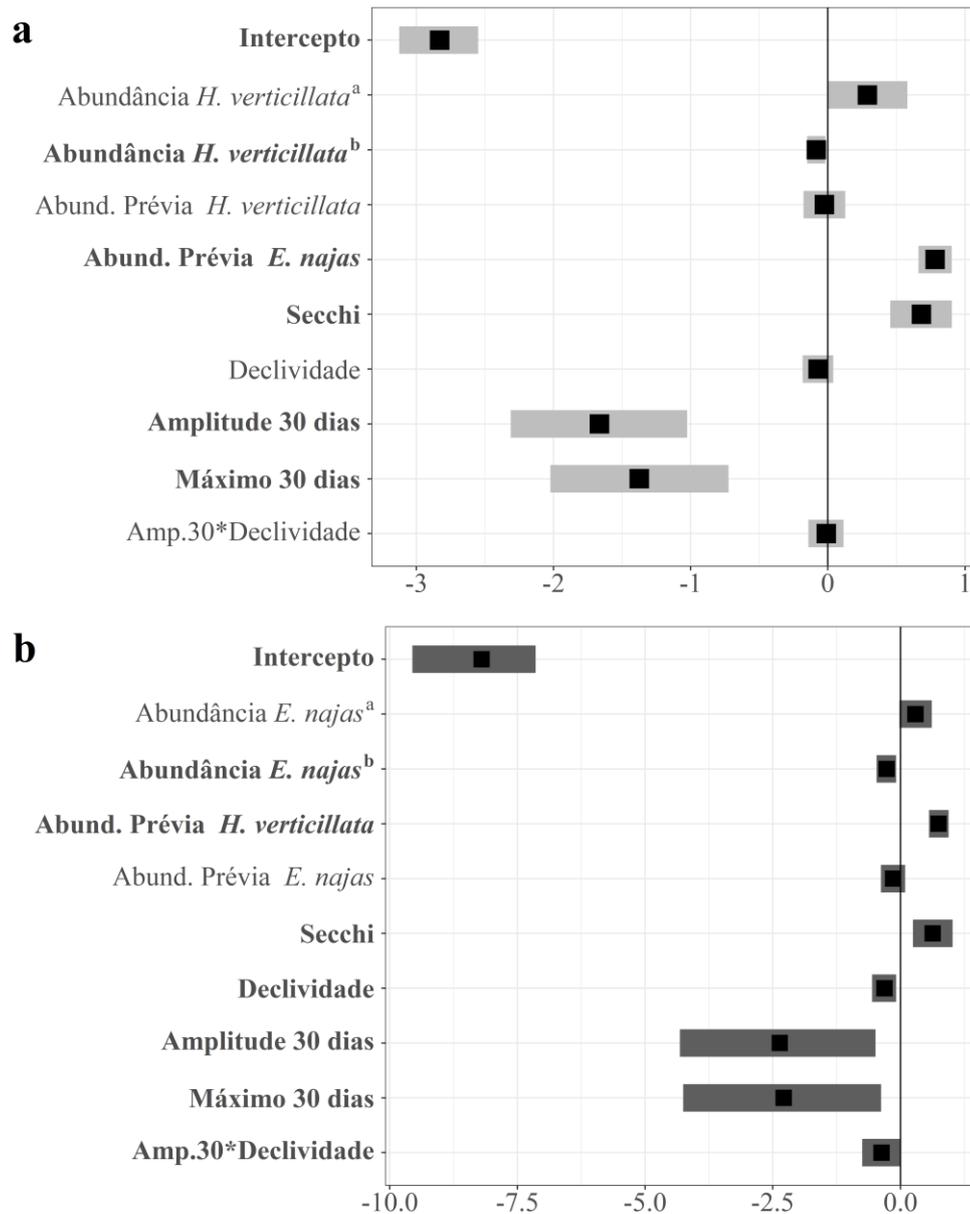
A abundância de *H. verticillata* e *E. najas* apresentaram padrão semelhante em resposta à transparência da água (profundidade do disco de Secchi), a qual apresentou relação positiva com a abundância de ambas as espécies (Fig. 3). No entanto, as respostas das abundâncias à declividade diferiram entre as espécies. A abundância de *E. najas* não apresentou relação significativa com a declividade da margem, enquanto para *H. verticillata* foi observada uma relação significativa e negativa com a mesma. Em relação à variação do nível de água, as abundâncias das duas espécies relacionaram-se negativamente com a

amplitude de variação do nível de água e com o nível máximo atingido, ambos no *lag* de 30 dias anteriores à coleta. Para *H. verticillata* o tamanho do efeito dos dois parâmetros foi maior do que para *E. najas* (Fig. 3, Apêndice A). Não houve relação significativa entre a abundância das macrófitas e os parâmetros de nível de água nos *lags* de 60 e 90 dias. A interação entre a declividade do terreno e a amplitude do nível de água apresentou efeito significativo somente para a espécie invasora. Tal efeito foi negativo, o que significa que, bancos localizados em locais com maior declividade respondem de forma mais intensa (negativamente) às alterações dos níveis de água.

### Tabela 1

Estatística descritiva das variáveis abióticas e da abundância relativa de *E. najas* e *H. verticillata* analisadas nos 8 braços do reservatório de Itaipu, de 2016 a 2019.

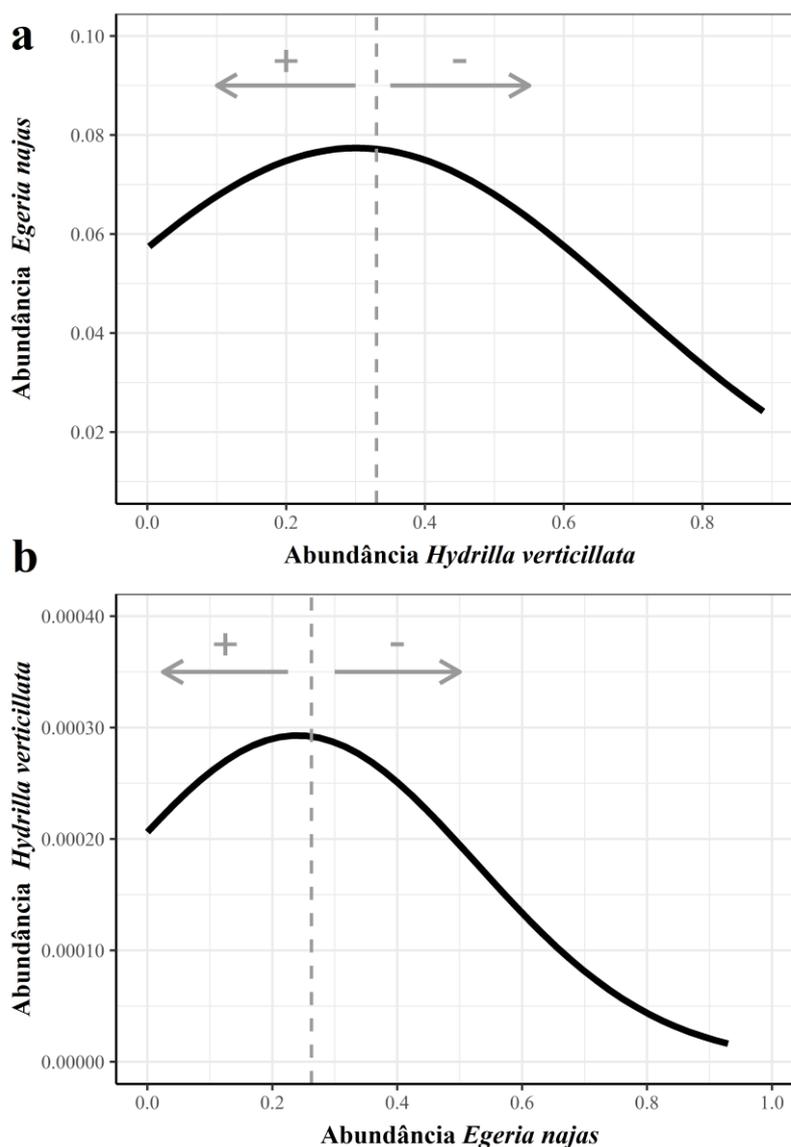
Variável	Média ± DP	Mínimo	Máximo
Abundância relativa de <i>Egeria najas</i>	0,18 ± 0,21	0,00	0,93
Abundância relativa de <i>Hydrilla verticillata</i>	0,06 ± 0,15	0,00	0,97
Profundidade do disco de Secchi (cm)	1,87 ± 1,05	0,05	6,00
Declividade (%)	6,36 ± 4,60	1,16	51,92
Nível Mínimo em 30 dias (m a.n.m)	218,90 ± 1,03	216,70	219,90
Nível Máximo em 30 dias (m a.n.m)	219,40 ± 0,66	218,40	220,40
Quartil 1 do nível da água em 30 dias	218,80 ± 0,93	217,10	220,10
Quartil 3 do nível da água em 30 dias	219,30 ± 0,76	217,80	220,40
Amplitude do nível da água em 30 dias	0,83 ± 0,38	0,48	1,71
Desvio padrão do nível da água em 30 dias	0,25 ± 0,11	0,13	0,50
Nível Mínimo em 60 dias (m a.n.m)	218,40 ± 1,14	216,40	219,90
Nível Máximo em 60 dias (m a.n.m)	219,40 ± 0,66	218,40	220,40
Quartil 1 do nível da água em 60 dias	218,60 ± 1,14	216,60	220,1
Quartil 3 do nível da água em 60 dias	219,10 ± 0,86	217,50	220,40
Amplitude do nível da água em 60 dias	1,10 ± 0,50	0,49	1,67
Desvio padrão do nível da água em 60 dias	0,31 ± 0,17	0,14	0,66
Nível Mínimo em 90 dias (m a.n.m)	218,30 ± 1,08	216,40	220,10
Nível Máximo em 90 dias (m a.n.m)	219,50 ± 0,66	218,40	220,40
Quartil 1 do nível da água em 90 dias	218,60 ± 1,12	216,60	220,10
Quartil 3 do nível da água em 90 dias	219,00 ± 0,95	217,30	220,30
Amplitude do nível da água em 90 dias	1,21 ± 0,43	0,70	1,99
Desvio padrão do nível da água em 90 dias	0,31 ± 0,13	0,16	0,57



**Fig. 3.** Média posterior das estimativas (quadrado preto) e intervalo de confiança (barra cinza) dos parâmetros do modelo selecionado para *Egeria najas* (a) e *Hydrilla verticillata* (b). Parâmetros significativos estão em negrito. Atenção às diferentes escalas dos gráficos. <sup>a</sup> = parâmetro de primeira ordem da equação quadrática; <sup>b</sup> = parâmetro de segunda ordem da equação quadrática; abundância e abund. = abundância relativa; amp.30 = amplitude hidrométrica dos 30 dias anteriores às coletas.

A abundância prévia da própria espécie teve relação positiva com sua abundância futura para ambas as macrófitas (Fig. 3). A abundância de *E. najas* não apresentou relação com a abundância prévia de *H. verticillata* (Fig. 3a), e a abundância de *H. verticillata* também não se relacionou com a abundância prévia de *E. najas* (Fig. 3b). Foi verificada uma relação quadrática entre a abundância concomitante de *H. verticillata* e *E. najas*, tanto no modelo tendo como resposta a abundância de *E. najas* (Fig. 3a e 4a), quanto o modelo tendo *H.*

*verticillata* (Fig. 3b e 4b). Em baixas abundâncias de uma das espécies, ocorre uma relação positiva entre as duas macrófitas. Porém, a partir de um ponto máximo, houve uma relação negativa (Fig. 4).



**Fig. 4.** Relação quadrática entre as abundâncias relativas de *Hydrilla verticillata* e *Egeria najas* predita a partir dos coeficientes dos modelos, assumindo a média das outras variáveis preditoras dos modelos como seus valores. a) Modelo gerado tendo a abundância de *E. najas* como variável resposta, e a de *H. verticillata* como preditora; b) Modelo gerado tendo a abundância de *H. verticillata* como variável resposta, e a de *E. najas* como preditora. Linha trastejada cinza representa o ponto máximo da equação de segundo grau para *E. najas*, quando a abundância relativa de *H. verticillata* atinge 0.33, e para *H. verticillata*, quando a abundância relativa de *E. najas* atinge 0.29. Sinais de “+” e “-“ representam a relação positiva e negativa, respectivamente, entre a abundância das espécies em foco.

## 4 DISCUSSÃO

Este trabalho evidenciou que até mesmo pequenas oscilações do nível de água, como a encontrada no reservatório de Itaipu, podem ser determinantes para explicar as variações temporais da abundância de *Egeria najas* e *Hydrilla verticillata*. Ademais, verificou-se que a forte competição existente entre *H. verticillata* e *Egeria* sp. demonstrada em outros estudos (Mony et al., 2007; Silveira et al., 2018), parece depender da abundância das espécies *in situ*, pois as relações negativas entre ambas somente é aparente quando a abundância é elevada. Contudo, a abundância prévia de uma espécie não se relaciona com a abundância que a outra macrófita atingirá, indicando que não aparenta haver efeitos de prioridades sobre a performance das duas espécies.

Este estudo foi desenvolvido a partir de uma abordagem observacional realizado em uma escala espacial local ampla (cada ponto amostral abrangendo cerca de 4.000 a 10.000 m<sup>2</sup>). Em parte, os resultados aqui encontrados podem ser relacionados à escala espacial. O nível em que fatores bióticos e abióticos atuam sobre as dinâmicas das populações e sobre os processos de invasão variam de acordo com a escala espacial (Fridley et al., 2007; Lansac-Tôha et al., 2020; Sousa et al., 2009; Viana et al., 2016). Estudos investigando finas escalas locais (e.g.: plots de 1m<sup>2</sup>, *in situ* ou *ex situ*), frequentemente abrangem uma pequena heterogeneidade ambiental, o que leva a uma maior importância de fatores bióticos, como interações competitivas, na estruturação das populações (Calvo et al., 2019; Petruzzella et al., 2018; Pulzatto et al., 2019; Silveira et al., 2018). Contudo, em estudos que utilizam escalas locais mais amplas (e.g.: bancos inteiros de macrófita), os efeitos de fatores abióticos ganham maior importância (Fridley et al., 2007; Pulzatto et al., 2019; Thomaz et al., 2009). Por conta da maior heterogeneidade de recursos e distúrbios englobados por uma abordagem em ampla escala espacial local, a coexistência de espécies potencialmente competidoras pode ser observada (Fridley et al., 2007).

### 4.1 Relações abióticas

Ambas as espécies apresentaram relação semelhante com algumas variáveis abióticas mensuradas neste estudo, corroborando parcialmente a hipótese (i). Como predito, a profundidade do disco de Secchi, *proxy* da transparência da água, teve uma relação positiva com a abundância de ambas as espécies. O papel da radiação subaquática sobre o desenvolvimento de macrófita submersas (Chambers & Kalff, 1985), incluindo *E. najas* e *H. verticillata*, é bem documentado (Bini e Thomaz, 2005; Sousa, 2011; Sousa et al., 2009). Essa

relação positiva pode também ser uma consequência da influência das macrófitas submersas sobre a transparência (teoria dos Estados Estáveis Alternativos) (Ibeling et al., 2007; Rybicki e Landwehr, 2007). Portanto, tais resultados vão ao encontro destes padrões esperados, possivelmente sendo um dos principais fatores facilitadores do grande desenvolvimento dessas espécies em reservatórios.

Apenas duas dentre seis variáveis representantes do nível de água apresentaram relação significativamente negativa com as espécies em análise: a amplitude do nível de água e o nível máximo que a água atingiu, somente no *lag* temporal de 30 dias. Desta forma, interpreta-se que a elevação do nível da água e a amplitude das oscilações do nível hidrométrico podem afetar negativamente a biomassa das duas espécies de macrófitas submersas até 30 dias após a ocorrência de tal estado. Respostas semelhantes às observadas neste estudo foram encontradas também em outros tipos de ecossistema, como rios-planície de inundação (p. ex., Sousa et al., 2010). Diferindo de tal ecossistema, o reservatório de Itaipu não sofre alterações cíclicas dos níveis de água, e as amplitudes de oscilação do nível da água são menos intensos. Contudo, os resultados aqui encontrados indicam que mesmo suaves oscilações do nível de água, são suficientes para controlar a biomassa das macrófitas analisadas. Ainda que em menor intensidade em comparação com planícies de inundação, o aumento do nível de água pode proporcionar a entrada de nutrientes no corpo de água, através do aporte alóctone oriundo do intercâmbio com o ambiente terrestre, aumentando a turbidez. Ainda, pode limitar a ocorrência das espécies submersas por meio da alteração da profundidade da zona litorânea, levando a população a experimentar menor disponibilidade de radiação subaquática.

O *lag* temporal selecionado pelos modelos pode sugerir o tempo de regeneração de *E. najas* e *H. verticillata* em resposta às alterações hidrométricas também selecionadas. O período de 30 dias de recuperação está em concordância com estudos que corroboram uma alta velocidade de regeneração de ambas as espécies após distúrbios provocados pelo nível hidrométrico (Sousa et al., 2010). Há evidências que, no reservatório de Itaipu, as macrófitas submersas demoraram até 4 anos para se recuperar de um distúrbio intenso e prolongado provocado pela queda do nível de água (Thomaz et al., 2006). Em conjunto com os dados obtidos neste estudo, é possível inferir que as macrófitas submersas apresentam diferentes velocidades de regeneração após distúrbios de mesma natureza, a depender da intensidade e duração destes distúrbios.

Ademais, ainda que significativo para as duas espécies, o tamanho do efeito de ambas as variáveis relacionadas ao nível de água foi maior para *H. verticillata* em comparação a *E. najas*. Tais resultados diferem do esperado, considerando que a macrófita invasora, diferentemente de *E. najas*, é capaz de alocar carboidratos para o crescimento de estruturas reprodutivas e de reserva (raízes, tubérculos, rizomas e turiões), as quais conferem grande vantagem reprodutiva e grande velocidade de regeneração após distúrbios (Haug et al., 2019; Sousa et al., 2010; Umetsu et al., 2012). Os resultados indicam que uma oscilação periódica programada do nível de água é uma forma potencial de manejo da biomassa de macrófitas submersas em reservatórios, especialmente *H. verticillata*. Porém, levando em conta a discrepância entre os resultados deste e de outros trabalhos, mais estudos experimentais são necessários para averiguar as diferentes intensidades de resposta das duas espécies à pequenos distúrbios hidrométricos, uma vez que a resposta às variáveis mensuradas em estudos observacionais pode estar sendo ocasionada por efeitos não considerados.

Tanto a declividade quanto sua interação com a amplitude do nível de água apresentaram relação negativa somente com a abundância de *H. verticillata*, enquanto não foi observado relação destas variáveis com a abundância de *E. najas*. Assim, é possível que a declividade apresente grande importância sobre o efeito do nível hidrométrico na biomassa da espécie invasora. Foi reportada uma relação negativa da declividade da zona litorânea com a biomassa e riqueza de macrófitas (Duarte e Kalff, 1986; Schneider et al., 2015). Tal relação baseia-se na estabilidade do sedimento, uma vez que regiões mais íngremes são locais com frequente erosão, o que dificulta a estabilização de macrófitas submersas. *H. verticillata* ocorre em locais mais profundos do que *E. najas* (Florêncio et al., in press) e, assim, a primeira espécie está submetida a regiões com menor incidência de radiação no sedimento, o que pode justificar a interação entre declividade (maior instabilidade do sedimento) e oscilação do nível de água (variações na radiação subaquática). Maiores declividades também acarretam em menores zonas litorâneas, e, conseqüentemente, englobam uma menor população de macrófitas submersas. Os efeitos da oscilação do nível de água em zonas mais íngremes podem ser mais intensos, também, por propiciar que alteração da profundidade em que a população habita ocorra de forma mais abrupta. Assim, menores populações, as quais, em geral, são menos resistentes, podem não suportar distúrbios mais intensos.

## 4.2 Relações bióticas

Não houve evidência de que a abundância de uma das espécies no período anterior (abundância prévia) se relacione com a abundância da outra espécie na coleta posterior, rejeitando, portanto, a hipótese (ii). Foi constatada também uma alta porcentagem de coocorrência de *H. verticillata* e *E. najas* quando se compara com a frequência em que *H. verticillata* ocorreu sozinha. Este resultados pode ser decorrência da escala espacial utilizada no estudo, a qual diminui a possibilidade de que a competição interespecífica resulte na eliminação de uma das duas espécies localmente. Ainda, não foram encontradas indicações de que, nesta escala espacial, *E. najas* exerça “efeitos *a priori*” sobre *H. verticillata* (Drake, 1991). É esperado que a resistência biótica seja mais evidente especialmente para espécies similares em termos de morfologia e uso de recursos, como é o caso das duas espécies em questão (hipótese da “similaridade limitante”; MacArthur e Levins, 1967). Ao contrário, apesar da similaridade morfológica e de uso de recursos entre as duas espécies (Sousa, 2011), o que poderia levar a uma forte competição, aqui há uma clara tendência à hipótese da “aceitação biótica” (Stohlgren et al., 2006), na qual a adequabilidade do *habitat* para a espécie nativa se estende para a exótica, propiciando sua coexistência em nível de bancos das macrófitas. Este padrão também foi observado em outros estudos experimentais e observacionais em ampla escala espacial local, os quais retrataram que o sucesso de colonização de *H. verticillata* em locais não nativos da espécie não é relacionado negativamente com a riqueza de espécies nativas, ou com presença das espécies de macrófitas dominantes do ambiente (Gidudu et al., 2011; Pulzatto et al., 2019; Silveira and Thomaz, 2019a; Thomaz et al., 2009).

Ainda, a vantagem competitiva de *H. verticillata*, a qual vem sendo demonstrada em estudos experimentais (Silveira et al., 2018, 2009; Umetsu et al., 2012), pode não ser suficiente para que sua colonização e abundância impeça o desenvolvimento futuro de espécies nativas, ou reduza as populações nativas estabelecidas na escala espacial utilizada, demonstrando que os resultados observados em experimentos nem sempre podem ser extrapolados diretamente para o que se observa *in situ*. No caso de Itaipu, foi demonstrado que essas duas espécies ocupam profundidades diferentes (Florêncio et al., in press), e esta segregação espacial também explica sua coexistência na escala espacial analisada. Outros estudos também não encontraram evidências de que a comunidade nativa estivesse sendo afetada pela ocorrência da espécie invasora (Hoyer et al., 2008; Xu et al., 2018; Silveira and Thomaz, 2019).

Foi verificado que a relação entre a abundância concomitante de *E. najas* e *H. verticillata* (abundância no momento das amostragens) apresentou uma tendência quadrática. Bancos com baixa a intermediária abundância de uma das espécies apresentaram uma relação positiva com a abundância da outra espécie até um ponto máximo, a partir do qual esta relação entre as abundâncias se tornou negativa. Esta relação positiva até o ponto máximo pode resultar da preferência por diferentes profundidades dessas duas espécies, como comentado anteriormente (Florêncio et al., *in press*), o que pode diminuir a competição por recursos, especialmente quando uma das espécies está presente em baixa abundância (Haug et al., 2019; Sousa, 2011). Estudos experimentais sugerem uma maior eficiência da espécie invasora em relação ao seu sistema de ancoragem fornecido por estruturas subterrâneas, tornando-a mais resistente a movimentos da água (Bianchini et al., 2010; Silveira et al., 2009; Sousa, 2011). Também foi demonstrado que *H. verticillata* possivelmente aumenta a transparência da água no local, facilitando a ocorrência de vegetação submersa (Silveira e Thomaz 2019). Em baixas até intermediárias abundâncias de *H. verticillata* pode estar ocorrendo certo nível de facilitação à colonização de *E. najas*, onde *H. verticillata* pode diminuir a velocidade do fluxo e a transparência da água do local. Ademais, pode ocorrer uma interação positiva, na qual as espécies facilitam a ancoragem de propágulos através da resistência física dos bancos formados por elas, relação verificada para outras espécies em outros estudos (Thiébaud e Martinez, 2015). Essas inferências devem ser vistas com cautela, tendo em vista que este trabalho é observacional e, portanto, estas relações não foram mensuradas.

Em outra perspectiva, o fato de baixas a intermediárias abundâncias de *E. najas* tenderem ao favorecimento do desenvolvimento da macrófita invasora podem significar que qualquer alteração no ambiente que reduza a abundância da nativa poderá favorecer, indiretamente, a invasora. Tendo em vista os inúmeros impactos ocasionados pela invasão de *H. verticillata* em diversas partes do mundo (Gurevitch, 2011; Marcondes, 2003; Sousa 2011), tal fator deve ser levado em consideração em vistas ao manejo desta espécie em locais invadidos.

Em bancos onde ao menos uma das espécies atinge elevada abundância, deve haver um aumento da interação competitiva. Outra causa possivelmente associada à relação negativa entre as abundâncias a partir do ponto máximo é o fato de que o sombreamento proporcionado por densas populações de macrófitas submersas pode dificultar o estabelecimento e desenvolvimento de novos propágulos (Haug et al., 2019), não possibilitando o aumento da

biomassa de outra macrófita submersa. A partir de 19 meses do primeiro registro de *H. verticillata* no reservatório de Itaipu, a macrófita havia colonizado cerca de 30% dos pontos inventariados no reservatório (Mormul et al., 2009; Thomaz et al., 2009). Mesmo depois de 14 anos de sua invasão, *H. verticillata* não avançou sobre todos os ambientes colonizados por *E. najas*.

Foi constatado também que a abundância prévia da própria espécie se correlaciona positivamente com a sua abundância futura, tanto para *E. najas* quanto para *H. verticillata*. Portanto, corrobora-se a hipótese (iii). Esta resposta significa que quanto maior a população das espécies, maior sua abundância futura. Esta relação é possivelmente proporcionada pela pelo efeito do tamanho das populações, segundo o qual populações maiores são mais resistentes, isto é, têm menores probabilidades de extinção. Populações pequenas têm um aumento da deriva genética e endocruzamento, reduzindo a eficiência de reprodução através da menor quantidade e qualidade de estruturas reprodutoras (Fischer e Matthies, 1998; Harris, 1984; Morgan, 1999). Estudos verificaram que a população de *H. verticillata* espalhada pela bacia do Paraná é proveniente de um único clone (Lucio et al., 2019), portanto efeitos genéticos não parecem ser limitantes para essa espécie nesta escala temporal e espacial.

Analisando a quantidade de estruturas reprodutoras, uma maior população produz maior quantidade de propágulos, relação verificada em outros estudos, especialmente para Hydrocharitaceae (Van Onsem et al., 2018). Também é maior a chance de uma grande quantidade destes propágulos ficar retida no próprio local pela resistência física proporcionada pela vegetação, formando um estoque de propágulos. Pressão de propágulos significa a quantidade e frequência em que estruturas reprodutivas (e.g.: ramos ou sementes) chegam a um local (Duncan, 2011). A colonização de *H. verticillata* e de diversas macrófitas submersas vêm sendo frequentemente associadas com a pressão de propágulos, e reservatórios parecem favorecer o estabelecimento e desenvolvimento de macrófitas submersas por abarcar características ambientais favoráveis, e por servir de berçário para seus propágulos (Chadwell e Engelhardt, 2008; Johnson et al., 2008; Jones et al., 2020; Louback-Franco et al., 2020; Tombolini et al., 2014). Através dos resultados positivos da relação entre a abundância prévia e atual para as duas espécies, acredita-se que o estoque de propágulos tenha grande importância, não somente para novas colonizações de espécies nativas e invasoras, mas também para a manutenção de toda a população atualmente estabelecida. Os ecossistemas aquáticos são esculpidos pela interação entre componentes bióticos e abióticos e, desta forma, o possível papel do estoque de propágulos na manutenção e aumento da

biomassa de macrófitas pode ser limitada por fatores abióticos e interações biológicas, como o sombreamento e competição (Van Onsem e Triest, 2018).

Em suma, corroborou-se parcialmente a hipótese (i), rejeitou-se a hipótese (ii) e aceitou-se a hipótese (iii). Os principais resultados apontam para a importância das oscilações dos níveis de água (tanto em termos de amplitude como do aumento do nível hidrométrico), em curto período de tempo (30 dias) para a dinâmica temporal da abundância das duas espécies investigadas em um reservatório do tipo fio d'água. Oscilações programadas do nível hidrométrico podem ser uma forma de manejo de *H. verticillata* em reservatórios, porém experimentos que manipulem a magnitude das oscilações do nível hidrométrico são importantes para melhor elucidar a diferente intensidade de seu efeito sobre *E. najas* e *H. verticillata*. Outros fatores determinantes das dinâmicas das populações estudadas incluem a transparência da água e declividade, assim como a abundância de cada espécie no local nos momentos anteriores às coletas. Esses últimos resultados evidenciam a importância da pressão de propágulos vegetativos e estruturas de resistência na recuperação das populações. Também verificamos que a interação entre a espécie nativa e a invasora provavelmente depende de suas abundâncias. Isso demonstra a importância do monitoramento de espécies nativas em locais invadidos por espécies não nativas, uma vez que a diminuição da espécie nativa pode indiretamente provocar um aumento na abundância da espécie invasora.

## REFERÊNCIAS

- Anderson L.W.J., Pitelli R.A., Carruthers R., Pitelli R.L.C.M., Ferreira W.L.B., 2005. First Hydrilla found in Brazil: Implications for further dispersal and likely impacts. In: The Aquatic Plant Management Society, 45<sup>th</sup> Annual Meeting. San Antonio, Texas, 56.
- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Julio Jr., H.F., 2003. Relações entre macrófitas aquáticas e fauna de peixes. *Ecol. e Manejo Macrófitas Aquáticas* 1, 261–279.
- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Santos, N.C.L., Ortega, J.C.G., Pelicice, F.M., 2016. Fish assemblages in Neotropical reservoirs: Colonization patterns, impacts and management. *Fish. Res.* 173, 26–36. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.04.006>
- Bianchini, I., Cunha-Santino, M.B., Milan, J.A.M., Rodrigues, C.J., Dias, J.H.P., 2010. Growth of *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle under controlled conditions. *Hydrobiologia* 644, 301–312. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0191-1>
- Bini, L.M., Thomaz, S.M., 2005. Prediction of *Egeria najas* and *Egeria densa* occurrence in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil-Paraguay). *Aquat. Bot.* 83, 227–238. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.06.010>
- Calvo, C., Mormul, R.P., Figueiredo, B.R.S., Cunha, E.R., Thomaz, S.M., Meerhoff, M., 2019. Herbivory can mitigate, but not counteract, the positive effects of warming on the establishment of the invasive macrophyte *Hydrilla verticillata*. *Biol. Invasions* 21, 59–66. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1803-3>
- Chadwell, T.B., Engelhardt, K.A.M., 2008. Effects of pre-existing submersed vegetation and propagule pressure on the invasion success of *Hydrilla verticillata*. *J. Appl. Ecol.* 45, 515–523. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01384.x>
- Cook, C.D.K., Lüönd, R., 1982. A revision of the genus *Hydrocharis* (hydrocharitaceae). *Aquat. Bot.* 14, 177–204. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(82\)90097-3](https://doi.org/10.1016/0304-3770(82)90097-3)
- Coops, H., Beklioglu, M., Crisman, T.L., 2003. The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems – workshop conclusions 23–27.
- Duarte, C.M., Kalff, J., 1986. Littoral slope as a predictor of the maximum biomass of

- submerged macrophyte communities. *Limnol. Oceanogr.* 31, 1072–1080.  
<https://doi.org/10.4319/lo.1986.31.5.1072>
- 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. *J. Appl. Ecol.* 54, 648–656. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12791>
- Fischer, M., Matthies, D., 1998. Effects of population size on performance in the rare plant *Gentianella germanica*. *J. Ecol.* 86, 195–204. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00246.x>
- Fridley, J.D., Stachowicz, J.J., Naeem, S., Sax, F.D., Seabloom, E.W., Smith, M.D., Stohlgren, T.J., Tilman, D., Von Holle, B., 2007. THE INVASION PARADOX: RECONCILING PATTERN AND PROCESS IN SPECIES INVASIONS. *Ecology* 88, 3–17.
- Gelman, A., Hwang, J., Vehtari, A., 2014. Understanding predictive information criteria for Bayesian models. *Stat. Comput.* 24, 997–1016. <https://doi.org/10.1007/s11222-013-9416-2>
- Gidudu, B., Copeland, R.S., Wanda, F., Ochaya, H., Cuda, J.P., Overholt, W.A., 2011. Distribution, interspecific associations and abundance of aquatic plants in Lake Bisina, Uganda. *J. Aquat. Plant Manag.* 49, 19–27.
- Gois, K.S., Pelicice, F.M., Gomes, L.C., Agostinho, A.A., 2015. Invasion of an Amazonian cichlid in the Upper Paraná River: facilitation by dams and decline of a phylogenetically related species. *Hydrobiologia* 746, 401–413. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2061-8>
- Haug, E.J., Harris, J.T., Richardson, R.J., 2019. Monoecious *Hydrilla verticillata* development in complete darkness. *Aquat. Bot.* 154, 28–34.  
<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2018.12.005>
- Havel, J.E., Lee, C.E., Vander Zanden, M.J., 2005. Do reservoirs facilitate invasions into landscapes? *Bioscience* 55, 518–525. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0518:DRFILL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0518:DRFILL]2.0.CO;2)
- Hess, M.C.M., Mesléard, F., Buisson, E., 2019. Priority effects: Emerging principles for

- invasive plant species management. *Ecol. Eng.* 127, 48–57.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.11.011>
- Hoyer, M. V., Jackson, M.W., Allen, M.S., Canfield, D.E., 2008. Lack of exotic hydrilla infestation effects on plant, fish and aquatic bird community measures. *Lake Reserv. Manag.* 24, 331–338. <https://doi.org/10.1080/07438140809354843>
- Johnson, P.T.J., Olden, J.D., Vander Zanden, M.J., 2008. Dam invaders: impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Front. Ecol. Environ.* 6, 357–363.  
<https://doi.org/10.1890/070156>
- Jones, P.E., Consuegra, S., Börger, L., Jones, J., Garcia de Leaniz, C., 2020. Impacts of artificial barriers on the connectivity and dispersal of vascular macrophytes in rivers: A critical review. *Freshw. Biol.* 65, 1165–1180. <https://doi.org/10.1111/fwb.13493>
- Langeland, K.A., 1996. Hydrilla tuber formation in response to single and sequential bensulfuron methyl exposures at different times. *Hydrobiologia* 340, 247–251.  
<https://doi.org/10.1007/BF00012763>
- Lansac-Tôha, F.M., Bini, L.M., Heino, J., Meira, B.R., Segovia, B.T., Pavanelli, C.S., Bonecker, C.C., Deus, C.P., Benedito, E., Alves, G.M., Manetta, G.I., Dias, J.D., Vieira, L.C.G., Rodrigues, L.C., Carmo Roberto, M., Brugler, M.R., Lemke, M.J., Tessler, M., DeSalle, R., Mormul, R.P., Amadio, S., Lolis, S.F., Jati, S., Siqueira, T., Silva, W.M., Higuti, J., Lansac-Tôha, F.A., Martens, K., Velho, L.F.M., 2020. Scale-dependent patterns of metacommunity structuring in aquatic organisms across floodplain systems. *J. Biogeogr.* jbi.14044. <https://doi.org/10.1111/jbi.14044>
- Leibold, M.A., Economo, E.P., Peres-Neto, P., 2010. Metacommunity phylogenetics: separating the roles of environmental filters and historical biogeography. *Ecol. Lett.* 13, 1290–1299. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01523.x>
- Levine, J.M., Adler, P.B., Yelenik, S.G., 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecol. Lett.* 7, 975–989. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00657.x>
- Li, H., Wang, Y.-Y., Zhang, Q., Wang, P., Zhang, M., Yu, F., 2015. Vegetative Propagule

- Pressure and Water Depth Affect Biomass and Evenness of Submerged Macrophyte Communities. *PLoS One* 10, e0142586. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142586>
- Lindgren, F., Rue, H., Lindström, J., 2011. An explicit link between Gaussian fields and Gaussian Markov random fields: the stochastic partial differential equation approach. *J. R. Stat. Soc. Ser. B (Statistical Methodol.* 73, 423–498. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9868.2011.00777.x>
- Liu, R., Chen, Q., Dong, B., Yu, F., 2015. Effects of vegetative propagule pressure on the establishment of an introduced clonal plant, *Hydrocotyle vulgaris*. *Sci. Rep.* 4, 5507. <https://doi.org/10.1038/srep05507>
- 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, 1619–1629. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-04116-w>
- LUCIO, L.C., THOMAZ, S.M., PRIOLI, S.M.A.P., BONI, T.A., OLIVEIRA, A.V. DE, PRIOLI, A.J., 2019. Molecular characterization of the invasive aquatic macrophyte *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae) in Brazil. *An. Acad. Bras. Cienc.* 91, 1–7. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201920180494>
- Mony, C., Koschnick, T.J., Haller, W.T., Muller, S., 2007. Competition between two invasive Hydrocharitaceae (*Hydrilla verticillata* (L.f.) (Royle) and *Egeria densa* (Planch)) as influenced by sediment fertility and season. *Aquat. Bot.* 86, 236–242. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2006.11.007>
- Morgan, J.W., 1999. Effects of Population Size on Seed Production and Germinability in an Endangered, Fragmented Grassland Plant. *Conserv. Biol.* 13, 266–273. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.013002266.x>
- Ohlberger, J., Buehrens, T.W., Brenkman, S.J., Crain, P., Quinn, T.P., Hilborn, R., 2018. Effects of past and projected river discharge variability on freshwater production in an anadromous fish. *Freshw. Biol.* 63, 331–340. <https://doi.org/10.1111/fwb.13070>
- Paulo Mormul, R., Alves Ferreira, F., Sala Michelin, T., Carvalho, P., José Silveira, M.,

- Magela Thomaz, S., 2009. Aquatic macrophytes in the large, sub-tropical Itaipu Reservoir, Brazil. *Rev. Biol. Trop.* 58, 1437–1452.  
<https://doi.org/10.15517/rbt.v58i4.5422>
- Petruzzella, A., Manschot, J., Van Leeuwen, C.H.A., Grutters, B.M.C., Bakker, E.S., 2018. Mechanisms of invasion resistance of aquatic plant communities. *Front. Plant Sci.* 9, 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00134>
- Pulzatto, M.M., Cunha, E.R., Dainez-Filho, M.S., Thomaz, S.M., 2019. Association Between the Success of an Invasive Macrophyte, Environmental Variables and Abundance of a Competing Native Macrophyte. *Front. Plant Sci.* 10, 1–11.  
<https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00514>
- Raab, D., Mandrak, N.E., Ricciardi, A., 2018. Low-head dams facilitate Round Goby *Neogobius melanostomus* invasion. *Biol. Invasions* 20, 757–776.  
<https://doi.org/10.1007/s10530-017-1573-3>
- Rahel, F.J., 2002. Homogenization of Freshwater Faunas. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33, 291–315. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150429>
- Rue, H., Riebler, A., Sørbye, S.H., Illian, J.B., Simpson, D.P., Lindgren, F.K., 2017. Bayesian Computing with INLA: A Review. *Annu. Rev. Stat. Its Appl.* 4, 395–421.  
<https://doi.org/10.1146/annurev-statistics-060116-054045>
- Ruhi, A., Catford, J.A., Cross, W.F., Escoriza, D., Olden, J.D., 2019. Understanding the Nexus Between Hydrological Alteration And Biological Invasions, in: *Multiple Stressors in River Ecosystems*. Elsevier, pp. 45–64. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-811713-2.00003-0>
- Schneider, B., Cunha, E.R., Marchese, M., Thomaz, S.M., 2015. Explanatory variables associated with diversity and composition of aquatic macrophytes in a large subtropical river floodplain. *Aquat. Bot.* 121, 67–75. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2014.11.003>
- Silveira, M.J., Alves, D.C., Thomaz, S.M., 2018. Effects of the density of the invasive macrophyte *Hydrilla verticillata* and root competition on growth of one native macrophyte in different sediment fertilities. *Ecol. Res.* 33, 927–934.

<https://doi.org/10.1007/s11284-018-1602-4>

- Silveira, M.J., Thomaz, S.M., 2019a. Interspecific associations between *Hydrilla verticillata* and three dominant native genera of submerged macrophytes are taxa dependent. *Aquat. Sci.* 81. <https://doi.org/10.1007/s00027-018-0614-z>
- Silveira, M.J., Thomaz, S.M., 2019b. Interspecific associations between *Hydrilla verticillata* and three dominant native genera of submerged macrophytes are taxa dependent. *Aquat. Sci.* 81, 21. <https://doi.org/10.1007/s00027-018-0614-z>
- Silveira, M.J., Thomaz, S.M., Mormul, R.P., Camacho, F.P., 2009. Effects of Desiccation and Sediment Type on Early Regeneration of Plant Fragments of Three Species of Aquatic Macrophytes. *Int. Rev. Hydrobiol.* 94, 169–178. <https://doi.org/10.1002/iroh.200811086>
- Sousa, W.T.Z., 2011. *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae), a recent invader threatening Brazil's freshwater environments: a review of the extent of the problem. *Hydrobiologia* 669, 1–20. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0696-2>
- Sousa, W.T.Z., Thomaz, S.M., Murphy, K.J., 2010. Response of native *Egeria najas* Planch. and invasive *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle to altered hydroecological regime in a subtropical river. *Aquat. Bot.* 92, 40–48. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2009.10.002>
- Sousa, W.T.Z., Thomaz, S.M., Murphy, K.J., Silveira, M.J., Mormul, R.P., 2009. Environmental predictors of the occurrence of exotic *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle and native *Egeria najas* Planch. in a sub-tropical river floodplain: the Upper River Paraná, Brazil. *Hydrobiologia* 632, 65–78. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9828-3>
- Spence, D.H.N., 1982. The Zonation of Plants in Freshwater Lakes, in: *Advances in Ecological Research*. pp. 37–125. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60077-X](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60077-X)
- Thiébaud, G., Martinez, L., 2015. An exotic macrophyte bed may facilitate the anchorage of exotic propagules during the first stage of invasion. *Hydrobiologia* 746, 183–196. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1982-6>
- 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, 614–620.

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

- Thomaz, S.M., Mormul, R.P., Michelan, T.S., 2015. Propagule pressure, invasibility of freshwater ecosystems by macrophytes and their ecological impacts: a review of tropical freshwater ecosystems. *Hydrobiologia* 746, 39–59. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2044-9>
- Thomaz, S.M., Pagioro, T.A., Bini, L.M., Murphy, K.J., 2006. Effect of reservoir drawdown on biomass of three species of aquatic macrophytes in a large sub-tropical reservoir (Itaipu, Brazil). *Hydrobiologia* 570, 53–59. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0161-9>
- Tombolini, I., Caneva, G., Cancellieri, L., Abati, S., Ceschin, S., 2014. Damming effects on upstream riparian and aquatic vegetation: the case study of Nazzano (Tiber River, central Italy). *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 03. <https://doi.org/10.1051/kmae/2013085>
- 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. *Aquat. Ecol.* 46, 443–449. <https://doi.org/10.1007/s10452-012-9413-0>
- Van Onsem, S., Rops, J., Triest, L., 2018. Submerged seed, turion and oospore rain: A trap quantifying propagule deposition under aquatic vegetation. *Aquat. Bot.* 145, 21–28. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2017.11.007>
- Van Onsem, S., Triest, L., 2018. Turbidity, Waterfowl Herbivory, and Propagule Banks Shape Submerged Aquatic Vegetation in Ponds. *Front. Plant Sci.* 9, 1–18. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01514>
- Vass, M., Langenheder, S., 2017. The legacy of the past: effects of historical processes on microbial metacommunities. *Aquat. Microb. Ecol.* 79, 13–19. <https://doi.org/10.3354/ame01816>
- Viana, D.S., Figuerola, J., Schwenk, K., Manca, M., Hobæk, A., Mjelde, M., Preston, C.D., Gornall, R.J., Croft, J.M., King, R.A., Green, A.J., Santamaría, L., 2016. Assembly mechanisms determining high species turnover in aquatic communities over regional and continental scales. *Ecography (Cop.)*. 39, 281–288. <https://doi.org/10.1111/ecog.01231>

- Watanabe, S., 2010. Asymptotic equivalence of Bayes cross validation and widely applicable information criterion in singular learning theory. *J. Mach. Learn. Res.* 11, 3571–3594.
- Xu, X., Yang, L., Huang, X., Li, Z., Yu, D., 2018. Water brownification may not promote invasions of submerged non-native macrophytes. *Hydrobiologia* 817, 215–225.  
<https://doi.org/10.1007/s10750-017-3387-9>
- Zuur A, Ieno EN, Walker N, Saveliev AA, Smith GM (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science & Business Media.

## APÊNDICE A - Estatística descritiva das variáveis

Média posterior das estimativas, desvio padrão e quantis de 2,5% e 97,5% dos parâmetros dos modelos selecionados para *Egeria najas* e *Hydrilla verticillata*. <sup>a</sup> = parâmetro de primeira ordem da equação quadrática; <sup>b</sup> = parâmetro de segunda da equação quadrática; Amp.30 = amplitude do nível de água dos 30 dias anteriores à coleta de macrófitas. Parâmetros significativos estão em negrito.

Modelos	Média	DP	Quantil 2.5%	Quantil 97.5%
<i>Egeria najas</i>				
<b>Intercepto</b>	<b>-2.83</b>	<b>0.14</b>	<b>-3.12</b>	<b>-2.54</b>
Abundância <i>H. verticillata</i> <sup>a</sup>	0.29	0.15	-0.001	0.58
<b>Abundância <i>H. verticillata</i><sup>b</sup></b>	<b>-0.08</b>	<b>0.03</b>	<b>-0.15</b>	<b>-0.02</b>
Abund. Prévia <i>H. verticillata</i>	-0.03	0.08	-0.18	0.13
<b>Abund. Prévia <i>E. najas</i></b>	<b>0.78</b>	<b>0.06</b>	<b>0.66</b>	<b>0.90</b>
<b>Secchi</b>	<b>0.68</b>	<b>0.12</b>	<b>0.46</b>	<b>0.91</b>
Declividade	-0.07	0.06	-0.18	0.04
<b>Amplitude 30 dias</b>	<b>-1.67</b>	<b>0.33</b>	<b>-2.31</b>	<b>-1.03</b>
<b>Nível Máximo 30 dias</b>	<b>-1.38</b>	<b>0.33</b>	<b>-2.02</b>	<b>-0.72</b>
Amp. 30*Declividade	-0.01	0.07	-0.14	0.11
<i>Hydrilla verticillata</i>				
<b>Intercepto</b>	<b>-8.2</b>	<b>0.61</b>	<b>-9.55</b>	<b>-7.14</b>
Abundância <i>E. najas</i> <sup>a</sup>	0.3	0.16	-0.02	0.61
<b>Abundância <i>E. najas</i><sup>b</sup></b>	<b>-0.27</b>	<b>0.09</b>	<b>-0.46</b>	<b>-0.08</b>
Abund. Prévia <i>E. najas</i>	-0.14	0.12	-0.38	0.09
<b>Abund. Prévia <i>H. verticillata</i></b>	<b>0.74</b>	<b>0.09</b>	<b>0.56</b>	<b>0.94</b>
<b>Secchi</b>	<b>0.63</b>	<b>0.2</b>	<b>0.24</b>	<b>0.63</b>
<b>Declividade</b>	<b>-0.31</b>	<b>0.12</b>	<b>-0.55</b>	<b>-0.3</b>
<b>Amplitude 30 dias</b>	<b>-2.36</b>	<b>0.97</b>	<b>-4.32</b>	<b>-2.32</b>
<b>Nível Máximo 30 dias</b>	<b>-2.28</b>	<b>0.98</b>	<b>-4.25</b>	<b>-2.25</b>
<b>Amp. 30*Declividade</b>	<b>-0.37</b>	<b>0.18</b>	<b>-0.74</b>	<b>-0.36</b>