



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Botânica

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal



EDSON GOMES DE MOURA JÚNIOR

**PREDITORES AMBIENTAIS, ESTRUTURA ESPACIAL E
DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA POTENCIAL DE
MACRÓFITAS AQUÁTICAS INVASORAS NO RIO SÃO
FRANCISCO, BRASIL**

**Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em
Biologia Vegetal do Departamento de Botânica do
Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal
de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do
título de Doutor em Biologia Vegetal.**

Área de Concentração: Botânica Aplicada

BELO HORIZONTE – MG
2016



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Botânica

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal



EDSON GOMES DE MOURA JÚNIOR

**PREDITORES AMBIENTAIS, ESTRUTURA ESPACIAL E
DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA POTENCIAL DE
MACRÓFITAS AQUÁTICAS INVASORAS NO RIO SÃO
FRANCISCO, BRASIL**

**Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em
Biologia Vegetal do Departamento de Botânica do
Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal
de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do
título de Doutor em Biologia Vegetal.**

Área de Concentração: Botânica Aplicada

**Orientador: Prof. Dr. José Pires de Lemos Filho
Universidade Federal de Minas Gerais**

**Coorientador: Profa. Dra. Luciana H. Yoshino Kamino
Instituto Prístino**

**BELO HORIZONTE - MG
2016**

Moura Júnior, Edson Gomes de.

Preditores ambientais, estrutura espacial e distribuição geográfica potencial de macrófitas aquáticas invasoras no Rio São Francisco, Brasil [manuscrito] / Edson Gomes de Moura Júnior. – 2016.

89 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Prof. Dr. José Pires de Lemos Filho. Coorientadora: Profa. Dra. Luciana H. Yoshino Kamino.

Tese (doutorado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas.

1. Botânica - Teses. 2. Plantas aquáticas - Teses. 3. Limnologia - Teses. 4. Algoritmo Maxent. 5. Modelagem. I. Lemos Filho, José Pires de. II. Kamino, Luciana H. Yoshino. III. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. IV. Título.



Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal
Universidade Federal de Minas Gerais
ICB - Departamento de Botânica

UFMG

Tese defendida e aprovada em 24 de março de 2016, pela Banca Examinadora constituída pelos professores:

Dra. Luciana Hiromi Yoshino Kamino (Instituto Prístino) - coorientadora

Dr. Fernando Alves Ferreira (UFMS)

Dra. Suzana Neves Moreira (Nicho Engenheiros Consultores)

Dr. Marcelo Leandro Bueno (UFMG)

Dr. Marco Otávio Pivari (UFMG)

DEDICATÓRIA

A minha esposa Giselle Muniz e aos meus filhos Bernardo Muniz de Moura e Rafael Muniz de Moura pelo carinho e amor incondicional.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por ter guiado minha vida, me mostrado o caminho do bem, me presenteado com uma bela família, me cercado de grandes amigos e me livrado dos males do mundo.

Aos meus queridos orientadores de doutorado José Pires de Lemos Filho e Luciana Kamino pela amizade, paciência, respeito e confiança nessa caminhada acadêmica. Sem vocês dificilmente eu chegaria aonde cheguei e conseguiria alcançar o título de doutor em Biologia Vegetal. Vocês serão muito mais do que orientadores, serão parte de tudo que eu produzirei em benefício da ciência e educação desse país. De vocês, lembrarei com carinho dos maravilhosos momentos de aprendizagem. Muito Obrigado!

Ao amigo pesquisador Pedro Eisenlohr e aos queridos amigos avaliadores dessa tese Fernando Ferreira, Marco Otávio Pivari, Marcelo Bueno e Suzana Moreira pelas críticas, sugestões, orientações, esclarecimentos e indagações científicas. O respeito, gentileza, educação e profissionalismo com que trataram a avaliação da minha qualificação e/ou tese me fazem acreditar ainda mais na ciência feita com verdade, destituída de egocentrismo e arrogância, humanizadora e formadora de cidadãos.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal (PPGBV) da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), em especial aos doutores João Renato, Alexandre Salino, Denise Trombert, Fernando Silveira, José Pires, Rosy Isaias e Ary Oliverira Filho pelos ensinamentos que me fizeram crescer como pesquisador e que me levaram a entender que a vida também é construída de críticas, cobranças e profissionalismo.

Aos professores da Universidade Federal do Mato Grosso do Sul (UFMS) Arnildo Pott, Vali Pott, Geraldo Damasceno Junior e Edna Scremin Dias pelo carinho com que me receberam em Campo Grande para a disciplina de Ecologia de Macrófitas Aquáticas do Pantanal. Vocês foram responsáveis por uma das maiores experiências de campo da minha vida.

Aos parentes da família do Laboratório de Florística de Ecossistemas Costeiros da Ufrpe, em especial a Carmen Zickel, Daniel Portela, Eduardo Almeida, Francisco Soares, Liliane Lima, Patrícia Barbosa, Simone Silva e Tássia Pinheiro por partilhar sonhos, realizações, decepções, conselhos, conversas, coletas, congressos, aventuras, farras, brincadeiras, sorrisos e piadas, ou seja, tudo que uma família de verdade faz no seu dia-a-dia.

Aos amigos da Universidade Federal do Vale do São Francisco (UNIVASF) Diego César, José Jorge, Marcelle Almeida, Benoit Jahyny e Marco Aurelio França, assim como os parceiros do Núcleo de Monitoramento Ambiental (NEMA) da UNIVASF Renato Garcia, Daniel Pifano, André Paviotti, Duílio Paulino, Fabiana Basso, Ramon Athayde, Paula Martins, Christiane Côrrea e Vinicius Cotarelli pela tolerância nos momentos que me ausentei do trabalho para resolver questões do doutoramento, pelo incentivo nos momentos de dificuldade e/ou pelos momentos de descontração.

Aos colegas do (PPGBV-UFMG) Bruno Carvalho, Cristiane Sarmento, Eric Hattori, Felipe Saiter, Felipe Souza (Fifão), Fernanda Freitas, Jeremias Chindia, Juliana Francisco, Leila Meyer, Raquel Stauffer, Suzana Moreira, Talita Mota e pelo “agregado” do curso Samuel Gomides pelos momentos de seriedade e profissionalismo, além das horas de risadas e diversão que passamos juntos. Em especial queria agradecer aos Amigos Eric Hattori, Felipe Saiter, Fernanda Freitas, Juliana Francisco e Leila Meyer pelo carinho, respeito, parceria e paciência que tiveram comigo nos anos que residi em Belo Horizonte. Vocês foram grandes motivadores para a realização desse sonho.

Aos membros das famílias Moura e Gualberto, por me darem os ensinamentos necessários para construir uma vida baseada no amor, no respeito ao próximo, no comprometimento com os afazeres, na alegria e na simplicidade. Em especial aos meus avós João Gomes de Moura (em memória), Severina Gomes (em memória), Fenelon Araujo (em memória) e Tereza Gualberto por me ensinarem os princípios básicos da família. Aos meus pais Edson Moura e Lucia de Fátima pelo carinho, paciência, respeito e dedicação, sobretudo nos últimos (difíceis) anos. Ao meu irmão Lucas Moura pelos inesquecíveis momentos de brincadeiras, risadas, tabefes e carinhos (te amo meu velho).

Ao meu irmão de vida Helton Soriano e minha afilhada Marina pelo amor e aos amigos verdadeiros Amanda, André, Adriano (Deiso), Ana Carolina, Anderson, Carlos Eduardo, Cristiano, Cyllele, Daniele, Diego, Emilia, Flávio (Negão), Geórgia, Juliana, Mariana, Marcos (Kiko), Marília, Paulo (Bola), Rafael, Rodrigo, Sávio e Thiago pelo carinho e respeito com que me trataram ao longo desses 30 anos.

Em especial a minha amada esposa e meus filhos pelos ensinamentos da vida e pelo amor incondicional.

A todos vocês meu muito obrigado!

SUMÁRIO

DEDICATÓRIA.....	iv
AGRADECIMENTOS.....	v
RESUMO GERAL.....	9
ABSTRACT.....	11
INTRODUÇÃO GERAL.....	13
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	16
CAPÍTULO 1	
Análise crítica da modelagem de distribuição geográfica potencial de macrófitas aquáticas: um estudo de caso com as invasoras <i>Egeria densa</i> Planch e <i>Eichhornia crassipes</i> Solms em um rio tropical (São Francisco).....	18
Resumo.....	20
Abstract.....	20
Introdução.....	22
Material e Métodos.....	23
Resultados.....	28
Discussão.....	31
Conclusão.....	36
Agradecimentos.....	37
Referências.....	37
Material suplementar.....	46
CAPÍTULO 2	
Quanto o espaço ou preditores ambientais podem explicar a ocorrência da macrófita invasora <i>Egeria densa</i> Planch em ambientes de baixa vazão de um rio represado?.....	57
Resumo.....	58
Abstract.....	58
Introdução.....	60
Material e Métodos.....	61
Resultados.....	67
Discussão.....	69
Conclusão.....	72
Agradecimentos.....	72

Referências.....	73
Material suplementar.....	80
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	88

RESUMO GERAL

A Modelagem de distribuição geográfica potencial tem sido utilizada como uma importante ferramenta no manejo de espécies invasoras. A modelagem gera mapas que indicam áreas ambientalmente adequadas à ocorrência dessas espécies, sendo esses mapas resultados de procedimentos de otimização (correlações entre os registros de ocorrência da espécie alvo com variáveis ambientais). Estudos que analisam variáveis ambientais explicativas (chamadas de preditores ambientais) de padrões de ocorrência de espécies invasoras também têm contribuído no manejo dessas plantas. Entretanto, para determinadas comunidades biológicas, como por exemplo, macrófitas aquáticas, os estudos sobre essas abordagens apresentam investigações metodológicas que ainda necessitam de avaliação crítica. Nesse sentido, essa tese apresentará dois capítulos com discussões sobre os principais paradigmas metodológicos dos estudos sobre preditores ambientais ou distribuição geográfica potencial de macrófitas aquáticas, focando em espécies invasoras. No primeiro capítulo realizamos uma análise crítica da modelagem de distribuição geográfica potencial de macrófitas aquáticas, baseando-se em um estudo de caso com as invasoras *Egeria densa* e *Eichhornia crassipes* no rio São Francisco, Brasil. Nessa pesquisa avaliamos: a diferença entre a modelagem de macrófitas flutuantes e submersas fixa; o melhor conjunto de registros das espécies (registro de campo ou informações de herbário/artigo) ou de preditores ambientais (bioclimáticos ou limnológicos) nesses modelos; a influência da profundidade da coleta dos dados limnológicos (superfície x fundo) no desempenho dos modelos; e a importância da seleção estatística de preditores ambientais no processo de otimização. Os modelos foram computados a partir de processos de otimização (correlação entre os registros da espécie e preditores ambientais) através do algoritmo Maxent, sendo o teste binomial utilizado para comparar o desempenho dos modelos. Os modelos gerados para *E. crassipes* (flutuante) apresentaram erros de veracidade nos pontos de registros da espécie (independentemente da origem dos dados), sendo sua capacidade de deriva para ambientes com correnteza a provável causa desse viés metodológico. Modelos otimizados com registros de campo, preditores limnológicos coletados na superfície e/ou com seleção de preditores não colineares apresentaram os melhores desempenhos, independente da espécie alvo. O segundo capítulo da tese teve por objetivo investigar a presença de estrutura espacial na ocorrência de *E. densa* em ambientes semi-lóticos do rio São Francisco e, conseqüentemente, identificar e particionar a explicação do conjunto de preditores ambientais (limnológicos ou bioclimáticos) ou do

fator espaço nesse padrão de ocorrência, sendo essa investigação pioneira para de regiões tropicais. Entre 2006 e 2010, realizamos 12 expedições para coletar dados limnológicos e de ocorrência da espécie em 68 pontos amostrais, sendo coletadas informações adicionais de 19 variáveis bioclimáticas do BioClim. Realizamos análise multivariada (NMDS) e teste t para avaliar o ajuste da espécie para ambientes semi-lóticos do rio e correlogramas para testar autocorrelação espacial na variável resposta. Aplicamos seleções de modelos automáticos para identificar o conjunto de preditores ambientais e filtros espaciais explicativos do padrão de ocorrência da espécie e partição de variância para discriminar a explicação atribuída aos preditores ambientais e/ou espaciais nesses padrões. Os resultados confirmaram o ajuste de *E. densa* para ambientes lênticos do rio e a presença de estrutura espacial na variável resposta. Os modelos mais parcimoniosos indicaram a condutividade, fosfato inorgânico, fósforo total, transparência, turbidez e pH como os principais preditores ambientais da ocorrência de *E. densa* pelos ambientes semi-lóticos do rio. Nos modelos selecionados, a explicação atribuída ao fator espaço foi superior à indicada para os preditores ambientais, sendo a limitação da dispersão de *E. densa* influenciada pelos barramentos físicos desses ecossistemas. Em síntese, esta tese apresentou uma análise crítica sem precedentes das questões metodológicas e conceituais no que diz respeito à distribuição geográfica potencial ou predadores ambientais de macrófitas aquáticas invasoras, proporcionando uma ampliação do conhecimento sobre o manejo dessas plantas.

Palavras-chave: Maxent, limnologia, modelagem, plantas aquáticas, seleção de modelos.

ABSTRACT

The geographic distribution modelling is an important tool, which has been used for the management of invasive species. The modelling creates maps that indicate environmentally suitable areas for the occurrence of target species. Such maps are the result of optimization procedures (correlations between the occurrence records of the target species and environmental variables). Studies that analyze explanatory environmental variables about the patterns of occurrence of invasive species have also contributed to the control of invasive plants. However, for certain biological communities, for instance macrophytes, studies with such approaches still lack methodological investigations with critical evaluation. This thesis comprises two chapters that discuss major methodological paradigms about the studies of environmental predictors and potential geographic distribution of aquatic plants, using invasive species as study models. The first chapter refers to a critical analysis of the potential geographic distribution modelling of aquatic macrophytes, analyzing two invasive species, *Egeria densa* and *Eichhornia crassipes*, in the São Francisco River, northeastern Brazil. This research evaluates: differences between the modelling of floating and submerged fixed macrophytes; best records of the species (field records or herbarium/article information) or environmental predictors (Bioclimatic or limnological) in such models; the influence of the depth of collection of limnological data on the performance of the models; and the importance of statistic treatment of environmental predictors during optimization process. The models were computed after optimization process performed using the Maxent algorithm, and binomial tests were used to compare the efficiency of the models. The models for *E. crassipes* (floating species) showed veracity errors on the recorded points of occurrence (regardless of the data source), which is probably due to its capacity to drift in environments with water flow, causing such methodological bias. Optimized models with field records, limnologic predictors collected on the surface and/or with selected non-collinear predictors performed better than those generated using records obtained from herbaria/articles, with bioclimatic or limnologic predictors collected on the deep, and/or without statistical selection of environmental predictors. The second chapter analyzes the presence of spatial structure in the occurrence of *E. densa* in semi-lotic regions of the São Francisco River. Also, we identified and partitioned the explanation of the set of environmental predictors (limnology or bioclimatic) or of the space factor on its occurrence pattern. Between 2006 and 2010, we conducted 12 expeditions to collect limnologic and occurrence data of the analyzed species

at 68 sampling points. Additionally, the information of 19 bioclimatic variables were collected from BioClim. We performed multivariate analysis (NMDS) and t test to evaluate the adjustment of *E. densa* to semi-lotic environments of the river, and used correlograms to test spatial autocorrelation in the response variable. We applied automatic selection of models to identify the set of environmental predictors and spatial filters that explain both the patterns of occurrence of *E. densa* and the partition of variance. The results confirmed the adjustment of *E. densa* for lentic environments, and the presence of space structure. The most parsimonious model indicated that conductivity, inorganic phosphate, total phosphorus, transparency, turbidity, and pH are the main environmental predictors of the occurrence of *E. densa* for semi-lotic environments in river. Selected models show that the explanation attributed to the space factor was greater than that of environmental predictors, and that physical barriers in these ecosystems limited the dispersion of *E. densa*. In short, this thesis provides an unprecedented critical analysis of the methodological and conceptual issues concerned to the potential geographic distribution or environmental predictors of invasive aquatic macrophytes, allowing new insights into the knowledge and management of such plants.

Key-words: Maxent, limnology, modelling, macrophytes, models selection.

INTRODUÇÃO GERAL

Os estudos com macrófitas aquáticas foram negligenciados até o final da Década de 60 do século XX, devido ao pouco conhecimento sobre a ecologia dessas plantas e, conseqüentemente, ao baixo número de especialistas nessa comunidade biológica (THOMAZ e BINI 2003; POMPÊO e MOSCHINI-CARLOS 2003). Por sua vez, o viés do conhecimento ecológico sobre macrófitas aquáticas na primeira metade do século passado interferiu no enfoque dos trabalhos voltados a essas plantas (THOMAZ e BINI 2003). Nas últimas Décadas, a maioria dos estudos sobre macrófitas aquáticas, desenvolvidos para regiões neotropicais, foram voltados ao levantamento de espécies (MACHADO-FILHO et al. 2014), sendo os estudos sobre ecologia experimental e/ou aplicada ainda insipientes (THOMAZ e BINI 2003).

Os estudos ecológicos mais recentes sobre macrófitas aquáticas, desenvolvidos no Brasil, têm preconizado as espécies invasoras (MURPHY et al. 2003; BINI et al. 2005; SOUSA et al. 2009 ou CACIAN e CAMARGO 2011), devido, principalmente, a problemática ecológica e social relacionada a essas espécies. Macrófitas aquáticas invasoras podem, quando em crescimento excessivo, alterar os processos de competição interespecífica, reduzir a biodiversidade local e inviabilizar os usos múltiplos da água, como navegação, abastecimento público e geração de energia por hidroelétricas (BINI e THOMAZ 2005; BRUNDU 2015).

Nessa perspectiva, os estudos que discutem sobre variáveis ambientais explicativas (preditores ambientais) dos padrões de ocorrência de macrófitas aquáticas invasoras (MURPHY et al. 2002, 2003; SOUSA et al. 2009) ou modelagem de distribuição geográfica potencial dessas espécies (PETERSON 2003; MUKHERJEE et al. 2009; LEHTONEN 2009; CACIAN e CAMARGO 2011; BARNES et al. 2014) tem apresentado resultados importantes na mitigação dos impactos ecológicos e sociais relacionados a essas plantas. A modelagem de distribuição geográfica potencial é um procedimento determinado por algoritmo matemático que otimiza (correlaciona) locais de ocorrência de uma espécie alvo com informações ambientais desses locais e, a partir dessas correlações, indica em uma base cartográfica os ambientes adequados à manutenção dessa população (ANDERSON et al. 2002; GUIBAN e THUILLER 2005), sendo, portanto, um procedimento preditivo a eventos de bioinvasão (PETERSON 2003).

Embora reconhecido a utilidade dos estudos sobre preditores ambientais ou distribuição geográfica potencial para o conhecimento ecológico e, conseqüentemente,

para o manejo de macrófitas aquáticas invasoras, os estudos com essas abordagens apresentam paradigmas metodológicos e/ou conceituais que necessitam de profundas investigações, visando o entendimento fidedigno do nicho potencial das espécies (MURPHY et al. 2002; CACIAN e CAMARGO 2011).

Dentre as lacunas teóricas e metodológicas dos estudos sobre preditores ambientais de macrófitas aquáticas invasoras, destacam-se: a negligência do fator espaço (estrutura espacial) ou de determinadas variáveis ambientais (ex. bioclimáticas) na seleção de modelos explicativos dos padrões biológicos dessas plantas, em especial para os estudos com ecologia de populações; e/ou a carência de estudos sobre preditores ambientais da ocorrência de macrófitas invasoras para regiões tropicais específicas (ex. rio São Francisco). Dos poucos trabalhos que analisam a explicação particionada das variáveis ambientais e/ou do espaço frente aos processos ecológicos de macrófitas aquáticas, a grande maioria discute sobre estrutura de comunidades em regiões temperadas e avaliam exclusivamente as variáveis limnológicas como preditores ambientais desses processos (CAPERS et al. 2010; O'HARE et al. 2012).

Os paradigmas dos estudos sobre modelagem de distribuição geográfica potencial de macrófitas aquáticas invasoras estão relacionados à falta de padronização de métodos, o que inviabiliza a comparação dos resultados desses estudos (CACIAN e CAMARGO 2011), ou a utilização equivocada de premissas ou métodos aplicados para plantas terrestres que, muitas vezes, não atendem as especificidades ecológicas das macrófitas aquáticas. Nesse contexto, podemos destacar a falta de estudos que avaliam os processos de otimização para espécies de diferentes formas biológicas (flutuantes ou submersas) ou utilizando-se camadas ambientais limnológicas interpoladas com dados de campo, para diferentes momentos do ciclo hidrológico e/ou para distintos gradientes de profundidade.

Diante dessa diversidade de questões teóricas e metodológicas ainda negligenciadas nas pesquisas sobre preditores ambientais ou modelagem de distribuição geográfica de macrófitas aquáticas invasoras propusemos desenvolver dois estudos críticos e analíticos sobre o conhecimento ecológico dessas plantas.

Assim, esta tese foi dividida em dois capítulos: o primeiro trata-se de uma análise crítica da modelagem de distribuição geográfica potencial de macrófitas aquáticas, elaborada a partir de um estudo de caso com as invasoras *Egeria densa* Planch e *Eichhornia crassipes* Solms no rio São Francisco; e o segundo é uma avaliação da influência de diferentes conjuntos de preditores ambientais (bioclimáticos e limnológicos)

e da estrutura espacial frente à ocorrência da macrófita invasora *Egeria densa* Planch em ambientes semi-lóticos do rio São Francisco.

Vale ressaltar que a utilização da modelagem de distribuição geográfica potencial de macrófitas aquáticas invasoras ou a identificação de preditores ambientais da ocorrência dessas espécies, subsidiando estudos com a temática de conservação de áreas úmidas é pertinente para a nossa área de estudo. O rio São Francisco tem seu potencial hídrico utilizado para geração de energia por hidroelétricas (BICUDO et al. 2010) e vem sofrendo com o crescente processo de eutrofização, o que tem contribuído para a deterioração da qualidade da água e ampliação das áreas de ocorrência de macrófitas aquáticas invasoras (SIQUEIRA-FILHO et al. 2012).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS¹

ANDERSON, R.P.; PETERSON, A.T.; GÓMEZ-LAVERDE, M. Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. **Oikos**, v. 98, p. 3–16, 2002.

BARNES, M. A. et al. Geographic selection bias of occurrence data influences transferability of invasive *Hydrilla verticillata* distribution models. **Ecology and evolution**, v. 4, n. 12, p.2584-2593, 2014.

BICUDO, C. E. de M.; TUNDISI, J. G.; SCHEUENSTUHL, M. C. B. (Ed.). **Águas do Brasil: análises estratégicas**. Instituto de Botânica: São Paulo, 2010.

BINI, L. M.; THOMAZ, S. M. Prediction of *Egeria najas* and *Egeria densa* occurrence in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil-Paraguay). **Aquatic botany**, v. 83, n. 3, p. 227-238, 2005.

BRUNDU, G. Plant invaders in European and Mediterranean inland waters: profiles, distribution, and threats. **Hydrobiologia**, v. 746, n. 1, p. 61-79, 2015.

CANCIAN, L. F.; CAMARGO, A. F. M. Utilização de Sistemas de Informações Geográficas, softwares e algoritmos de modelagem para geração de modelos de distribuição geográfica potencial de espécies de macrófitas aquáticas em bacias hidrográficas. **Boletim ABLimno**, n. 39, p. 1-10, 2011.

CAPERS, R. S.; SELSKY, R.; BUGBEE, G. J. The relative importance of local conditions and regional processes in structuring aquatic plant communities. **Freshwater Biology**, v. 55, n. 5, p. 952-966, 2010.

GUISAN, A.; THUILLER, W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. **Ecology Letters**, v. 8, p. 993-1009, 2005.

LEHTONEN, S. On the origin of *Echinodorus grandiflorus* (Alismataceae) in Florida (“*E. floridanus*”), and its estimated potential as an invasive species. **Hydrobiologia**, v. 635, n. 1, p. 107-112, 2009.

MACHADO-FILHO, H. O.; CABRAL, L. L.; MELO, J. I. M.; ZICKEL, C. S. MOURA, A. N. Macrófitas aquáticas da região neotropical: uma abordagem cientométrica. **Revista Biociências**, v. 20, n. 2, p. 90 - 106, 2014.

MUKHERJEE, A. et al. Prioritizing areas in the native range of hygrophila for surveys to collect biological control agents. **Biological Control**, v. 56, n. 3, p. 254-262, 2011.

MURPHY, K. J.; HOOTSMANS, M. J. Predictive modelling of aquatic community attributes: biomass, biodiversity, biointegrity and biomonitoring. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 14, n. 3, p. 43-60, 2002.

¹ Baseadas na norma NBR 6023, de 2002, da Associação Brasileira de Normas Técnicas (ABNT).

MURPHY, K. J.; DICKINSON, G.; et al. Aquatic plant communities and predictors of diversity in a sub-tropical river floodplain: the upper Rio Paraná, Brazil. **Aquatic Botany**, v. 77, p 257-276, 2003.

O'HARE, M. T. et al. Impacts of space, local environment and habitat connectivity on macrophyte communities in conservation lakes. **Diversity and Distributions**, v. 18, n. 6, p. 603-614, 2012.

PETERSON, A. T. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. **The quarterly review of biology**, v. 78, n. 4, p. 419-433, 2003.

POMPÊO, M. L. M.; MOSCHINI-CARLOS, V. **Macrófitas aquáticas e perifíton, aspectos ecológicos e metodológicos**. Rima: São Carlos, 2003.

SIQUEIRA-FILHO et al. **A Flora das Caatingas do Rio São Francisco: história natural e conservação**. Andrea Jakobsson Estúdio Editorial, Rio de Janeiro, p. 446-542, 2012.

SOUSA, W. T. Z. et al. Environmental predictors of the occurrence of exotic *Hydrilla verticillata* (Lf) Royle and native *Egeria najas* Planch. in a sub-tropical river floodplain: the Upper River Paraná, Brazil. **Hydrobiologia**, v. 632, n. 1, p. 65-78, 2009.

THOMAZ, S. M; BINI, L. M. Análise crítica dos estudos sobre macrófitas aquáticas desenvolvidos no Brasil. In: THOMAZ, S. M; BINI, L. M. (Eds.). **Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas**. EDUEM: Maringá, p. 19-38, 2003.

1. CAPÍTULO

MODELAGEM DE DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA POTENCIAL DE MACRÓFITAS AQUÁTICAS: UM ESTUDO DE CASO COM AS INVASORAS *EGERIA DENSA* PLANCH E *EICHHORNIA CRASSIPES* SOLMS EM UM RIO TROPICAL (SÃO FRANCISCO)



Manuscrito a ser enviado ao periódico:

ARTIGO ORIGINAL

Modelagem de distribuição geográfica potencial de macrófitas aquáticas: um estudo de caso com as invasoras *Egeria densa* Planch e *Eichhornia crassipes* Solms em um rio tropical (São Francisco)

Edson Gomes de Moura-Júnior^{1*}, Williiam Severi², Luciana Hiromi Yoshino Kamino³, José Pires de Lemos-Filho¹

¹Universidade Federal de Minas Gerais, Departamento de Biologia, Belo Horizonte, MG, Brasil.

²Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de Engenharia de Pesca, Recife, PE, Brasil.

³Instituto Prístino, Belo Horizonte, MG, Brasil.

* Autor para correspondência: jrbio10@hotmail.com, fone (55) 31 7512 - 4830.

Título resumido: Modelagem de macrófitas aquáticas invasoras

Agência Financiadora: Companhia Hidro Elétrica do São Francisco (CHESF)

Resumo

Propusemo-nos estabelecer um modelo metodológico para a modelagem de distribuição geográfica potencial de macrófitas aquáticas, baseando-se em um estudo de caso com as invasoras *Egeria densa* e *Eichhornia crassipes* no rio São Francisco, Brasil. Algumas perguntas nortearam o estudo: Qual a diferença entre a modelagem de macrófitas flutuantes e submersas fixa? Qual o melhor conjunto de pontos treino (registro de campo ou informações de herbário/artigo) ou de preditores ambientais (bioclimáticos ou limnológicos)? A profundidade da coleta dos dados limnológicos (superfície x fundo) influencia no desempenho dos modelos? A seleção estatística de preditores ambientais pode melhorar o processo de otimização? Os modelos foram computados a partir de correlações (otimizações) entre os registros da espécie e preditores ambientais, realizadas por meio do algoritmo Maxent. Os modelos gerados para *E. crassipes* (flutuante) apresentaram erros de veracidade nos pontos de registros da espécie (independentemente da origem dos dados), sendo sua capacidade de deriva em ambientes com correnteza a causa desse viés. Para *E. densa* apenas os modelos gerados com registros de meta-dados foram insatisfatórios, sendo esses resultados provenientes da incerteza da presença da espécie nas localidades. Modelos otimizados com registros de campo, preditores limnológicos coletados na superfície e/ou com seleção de preditores não colineares apresentaram melhor desempenho que aqueles gerados de registros obtidos de herbário/artigos, com preditores bioclimáticos ou limnológicos com dados de fundo e/ou sem seleção estatística de preditores ambientais. O modelo metodológico apresentado nesse artigo apontou novas apreciações para a modelagem das macrófitas aquáticas se desvinculando de determinados paradigmas estabelecidos para a modelagem vegetal.

Palavras-chave: capacidade de deriva, Maxent, plantas aquáticas, teste binomial.

Abstract

We propose the establishment of a standard methodology for the modeling of potential geographic distribution of aquatic macrophytes, based on a case study with invasive *Egeria densa* and *Eichhornia crassipes* in the São Francisco River, Brazil. Some questions guided the study: What is the difference between the modeling for floating macrophytes and submerged sessile macrophytes? Which are the best training points (field records or herbaria/articles information) or environmental predictors (bioclimatic or limnologic)? Does the depth of limnological data collection (superficial x deep) influence the

performance of the models? Does the statistical selection of environmental predictors improve the optimization process? The models were computed from correlations (optimization) among the records of the species and the environmental predictors, performed by the Maxent algorithm. The models for *E. crassipes* (floating) showed veracity errors for the recorded points of occurrence (regardless of the data source), which is probably due to its capacity to drift in environments with water flow, causing such bias. The models generated with recorded meta-data for *E. densa* were unsatisfactory, which resulted from the uncertainty of the presence of the species at the localities. Optimized models with field records and limnologic predictors collected on the surface, and/or with selected non-collinear predictors performed better than those generated from records obtained from herbaria/articles with bioclimatic or limnologic predictors collected on the deep, and/or without statistical selection of environmental predictors. The methodological model presented herein points out to a new approach for the modeling of aquatic macrophytes, which is not linked to certain pre-established paradigms in plant modeling.

Keywords: capacity to drift, Maxent, aquatic plants, binomial test.

Introdução

O crescimento excessivo de macrófitas aquáticas invasoras é reportado como uma das principais causas da perda da biodiversidade aquática no mundo, sendo a erradicação dessas plantas custosa e dispendiosa (Brundu 2015). Macrófitas aquáticas invasoras podem inviabilizar os usos múltiplos da água, como navegação, recreação, abastecimento público e geração de energia por hidroelétricas (Murphy e Pieterse 1990; Feijoó et al. 1996; Bini et al. 2005; Souza et al. 2009; Brundu 2015). Nesse contexto, a modelagem de distribuição geográfica potencial (também chamada de modelagem de nicho potencial) tem se tornado uma ferramenta ecológica importante na previsão da ocorrência de macrófitas aquáticas invasoras e, conseqüentemente, na gestão de áreas úmidas (Peterson 2003; Mukherjee et al. 2009; Lehtonen 2009; Barnes et al. 2014).

Na modelagem de distribuição geográfica potencial, determinados algoritmos matemáticos otimizam (correlacionam) os registros de ocorrência e/ou ausência uma espécie alvo com informações ambientais desses locais e, a partir dessas correlações, indicam áreas (em uma base cartográfica) que são ambientalmente adequadas à manutenção dessa população (Anderson et al. 2003; Guisan e Thuiller 2005). Dentre os algoritmos de modelagem que utilizam apenas pontos de presença no procedimento de otimização, o Maxent é aquele que realiza previsões consistentes com baixo número de registros (Pearson et al. 2007; Kamino 2009).

A maior parte dos trabalhos já publicados sobre modelagem de distribuição geográfica potencial foi desenvolvido com espécies vegetais terrestres de ampla distribuição geográfica, devido a maior quantidade de dados disponíveis para essas espécies (Anderson et al. 2002; Siqueira e Durigan 2007; Peterson et al. 2008). Nesse contexto, os estudos de modelagem com espécies aquáticas, como por exemplo, macroalgas ou macrófitas aquáticas (Peterson 2003; Mukherjee et al. 2009; Lehtonen 2009; Barnes et al. 2014) ainda são insipientes e seguem, muitas vezes, aos paradigmas metodológicos e biológicos dos estudos desenvolvidos com plantas terrestres. Dentre as premissas apontadas nos estudos de modelagem de distribuição geográfica potencial com plantas terrestres que ainda necessitam de investigação para macrófitas aquáticas podemos citar: a comparação no desempenho de modelos computados com registros de ocorrência obtidos em campo frente aos gerados de meta-dados (Soberón e Peterson 2004; Soberón 2005); e importância das análises estatísticas na seleção dos melhores preditores ambientais para o procedimento de otimização (Phillips et al. 2004, 2006).

Além disso, muitas investigações importantes sobre a ecologia de macrófitas aquáticas têm sido negligenciadas nos estudos de modelagem de distribuição geográfica potencial (Cacian e Camargo 2011), dentre as quais podemos destacar: a diferença dos processos de otimização entre formas biológicas (flutuantes ou submersas); a relação da ocorrência das espécies com variáveis limnológicas e/ou do sedimento; e a avaliação do ciclo hidrológico como uma variável a ser analisada na modelagem.

Diante da diversidade de questões ecológicas e metodológicas negligenciadas nas pesquisas com modelagem de distribuição geográfica potencial de macrófitas aquáticas, um estudo de modelagem comparativa baseada em várias combinações de dados bióticos (registros da espécie) e abióticos ajudaria na escolha da melhor técnica em conformidade com as especificidades ecológicas dessas plantas. Além disso, a escolha da melhor técnica para a modelagem de distribuição geográfica potencial com macrófitas invasoras poderá auxiliar o desenvolvimento de estratégias preventivas para os possíveis danos socioeconômicos causados pelo crescimento desordenado dessas plantas.

Assim, o objetivo do presente estudo foi estabelecer um tutorial que auxilie os futuros trabalhos sobre modelagem de distribuição geográfica potencial de macrófitas aquáticas, baseando-se em um estudo de caso com as invasoras *Egeria densa* e *Eichhornia crassipes* no rio São Francisco, Brasil. Para alcançar o objetivo do estudo, comparamos o desempenho de modelos: (i) por diferentes formas biológicas – *E. crassipes* (flutuante livre) x *E. densa* (submersa fixa); (ii) computados de registros obtidos em campo ou de coleções de botânicas e/ou artigos científicos; (iii) computados com preditores ambientais de diferentes categorias (bioclimáticas do banco de dados BioClim x limnológicas aferidas em campo), sendo os preditores limnológicos avaliados por profundidade (superfície x fundo) e período hidrológico (cheia x vazante x compilados); (iv) computados sem seleção de preditores bioclimáticas e/ou limnológicos ou a partir da seleção de preditores ambientais (bioclimáticas e/ou limnológicos) não colineares e/ou correlacionados com os registros de ocorrência das espécies.

Material e métodos

Descrição da área de Estudos

A Bacia do rio São Francisco contempla uma área de 638.576 km², pertencentes a seis estados brasileiros e parte do Distrito Federal (ANA 2015). Esse rio é subdividido em trechos (Alto, Sub-médio, Médio e Baixo), os quais foram estabelecidos por critérios geopolíticos (ANA 2012). O trecho do alto rio São Francisco está localizado em áreas do bioma Cerrado, enquanto que os trechos médio, sub-médio e baixo do rio São Francisco estão inseridos, predominantemente, no bioma Caatinga (ANA 2012).

O presente estudo foi desenvolvido nos trechos médio, sub-médio e baixo do rio São Francisco. O período de cheia nos trechos médio, sub-médio e baixo do rio São Francisco ocorre geralmente de setembro a março, com picos de vazão entre dezembro (trechos sub-medio e baixo) e março (trecho médio) (De Lima e Severi 2014).

Espécies Analisadas

Eichhornia crassipes (Mart.) Solms. (Pontederiaceae) – macrófita aquática nativa da América (Lorenzi 2008), introduzida em quase todos os continentes (Pott e Pott 2000); ocorre tanto em ecossistemas aquáticos naturais quanto em ambientes impactados por atividades antrópicas (Henry-Silva e Camargo 2005); é uma planta rizomatosa, geralmente flutuante, reproduz-se facilmente tanto por semente quanto vegetativamente, forma “tapetes” que podem cobrir totalmente a superfície da água e seu crescimento reduz a biodiversidade, sendo considerada uma espécie invasora em várias partes do mundo (Lorenzi 2008).

Egeria densa Planch. (Hydrocharitaceae) – macrófita aquática nativa da América do Sul, embora registrada na Ásia e África (Pott e Pott 2000); é amplamente distribuída em ecossistemas aquáticos tropicais, sendo comumente encontrada em rios e reservatórios, submergindo e fixa ao solo pelas raízes (Moura-Júnior et al. 2015); apresenta propagação vegetativa e uma alta taxa de produtividade primária (Feijoó et al. 1996), sendo por isso daninha ou invasora (Tanner et al. 1990; Feijoó et al. 1996; Bini et al. 2005).

Registros das espécies

Os registros de ocorrência de *E. crassipes* e *E. densa* foram obtidos e georeferenciados a partir de 12 expedições a campo realizadas trimestralmente entre

outubro de 2006 e outubro de 2009, sendo seis em cada período hidrológico (cheia ou vazante). Os espécimes coletados passaram por técnicas usuais de herborização e foram, posteriormente, incorporados ao acervo biológico da Companhia Hidrelétrica do São Francisco (CHESF).

Os registros de campo validados para *E. densa* foram aqueles cujos espécimes apresentaram-se fixos ao solo pelas raízes. Para *E. crassipes*, os registros validados foram aqueles cujos espécimes ocuparam bancos colonizados por macrófitas emergentes facilitadoras (ex. Cyperaceae, Poaceae, *Polygonum*, *Echinodorus*). Os critérios de validação de registros das espécies reduziram o viés causado pela deriva de propágulos dessas em ambientes lóticos. Obedecendo a esses critérios, as espécies apresentaram registros válidos apenas na margem e em ambientes lênticos semi-lóticos (ver conceito de ambientes semi-lóticos em Wetzel 2001) (Tabela 1).

Foram obtidos também registros de herbários brasileiros (speciesLink 2015) e artigos científicos (Tabela 1). Para validar os registros de meta-dados seguimos as indicações de Soberón e Peterson (2004, 2005) e examinamos a identificação taxonômica e acurácia das coordenadas referenciadas nas exsicatas. Foram considerados registros acurados e exatos aqueles cuja coordenada geográfica do espécime/exsicata foi referenciado no seu ponto de coleta, sendo excluídos os pontos georeferenciados para a sede de municípios ou para ambientes terrestres próximos ao rio. Além disso, foram excluídos os pontos duvidosos e repetidos, de tal forma que cada espécie apresentou apenas um registro por localidade.

Para testar o desempenho dos modelos (teste externo), divididos os registros de ocorrência de cada espécie em dois grupos: grupo de treino (utilizados para a computação do modelo) e grupo de teste (utilizados para validar os resultados durante o processo de modelagem) (Fielding e Bell 1997). Para evitar o viés causado pela espacialidade na computação e validação dos modelos (Fielding e Bell 1997), maximizamos a distância espacial dos pontos treino e testes. Dos 18 registros obtidos em campo para *E. densa*, 12 foram selecionados como pontos treino e seis como pontos teste, enquanto que dos 16 registros de *E. crassipes* 11 foram selecionados para o conjunto de pontos treino e cinco para o conjunto de pontos teste (Tabela 1). Em relação aos 11 registros obtidos de herbários e/ou de trabalhos científicos para *E. densa*, oito foram selecionados como ponto treino densa e três como pontos teste, enquanto que dos 10 registros de *E. crassipes*, sete compuseram o conjunto de pontos treino e cinco o conjunto de pontos teste (Tabela 1).

Camadas ambientais

Para o presente estudo foram utilizadas camadas ambientais bioclimáticas com *pixel* de 1 km² (preditores de temperatura e pluviométricos), exportadas do banco de dados do WorldClim 7 (Hijmans et al. 2005). O corte e exportação das camadas bioclimáticas do WorldClim7 para a base cartográfica demarcada (*shape*) do médio, sub-médio e baixo rio São Francisco foi realizada com o auxílio do software de Sistema de Informação Geográfica (SIG) ArcGis 10.0.

Paralelamente, foram elaboradas camadas ambientais aquáticas com resolução espacial de 1 km². Essas camadas foram obtidas a partir de dados limnológicos aferidos em 69 pontos amostrais distribuídos ao longo dos trechos estudados no rio São Francisco. As coletas dos dados limnológicos foram realizadas no mesmo período de obtenção dos registros de ocorrência das espécies. Os dados limnológicos foram coletados em duplicata na sub-superfície (0.25 cm) de cada ponto amostral. Seis variáveis limnológicas foram aferidas em campo (condutividade, oxigênio dissolvido, pH, temperatura, transparência e turbidez), através de um aparelho multiparâmetros (marca YSI, modelo 556 MPS - *Multiprobe System*). As concentrações de pigmentos fotossintetizantes (clorofila e feofitina), bem como de compostos nitrogenados (nitrato, nitrito, nitrogênio amoniacal) e fosfatados (fosfato inorgânico e fósforo total) foram aferidos em laboratório, seguindo protocolos metodológicos reconhecidos na literatura (Lorenzen 1967; Golterman et al. 1978; Mackareth et al. 1978; Valderrama 1981).

As amostras de água destinadas a análise laboratorial foram acondicionadas em frascos de polietileno de 500 mL, refrigeradas para evitar oxidação dos compostos nitrogenados e fosfatados e encaminhadas ao laboratório de Limnologia da Universidade Federal Rural de Pernambuco onde foram realizadas as análises.

Os resultados obtidos dos preditores limnológicos foram plotados em planilhas (arquivo DBF IV) e, posteriormente, convertidos em camadas ambientais interpoladas pelo método IDW (*Inverse Distance Weighting*), o mais recomendado para dados que não necessitam de premissas geoestatísticas (ver Shiratsuchi et al. 2005). A conversão dos dados limnológicos em camadas ambientais e a interpolação desses dados foi realizado com auxílio da ferramenta de aquisição e conversão de dados do SIG do *software* ArcGis versão 10.0. Para cada preditor limnológico foram elaboradas camadas ambientais com informações dos períodos de cheia ou vazante, bem como, de dados compilados desses períodos.

Análise dos dados e validação estatística pós-modelagem

O algoritmo Maxent foi o escolhido para computar os procedimentos de otimização, sendo esses realizados no software Maxent 3.3.2. O algoritmo Maxent tem se mostrado eficiente (com bons índices de acurácia) na modelagem exploratória (Phillips et al. 2006), cujos dados de presença estejam entre cinco e 20 registros (Kamino 2009). Para cada conjunto de pontos e camadas ambientais testados foram realizados 10 procedimentos de otimização (teste interno), com diferentes combinações de pontos treino (~70%) e testes (~30%), sendo essas combinações realizadas aleatoriamente pelo software Maxent 3.3.2. (Phillips et al. 2006). Os valores médios do teste interno foram considerados resultados de cada modelo.

Para responder as perguntas estabelecidas nos objetivos do artigo, confrontamos os resultados de diferentes modelos, computados a partir de vários conjuntos de dados bióticos (registro de ocorrência) e/ou abióticos (camadas ambientais). O método utilizado para confrontar o desempenho de modelos computados para cada espécie foi o teste binomial, o qual é reconhecido como o melhor método de avaliação de desempenho para modelagem de distribuição geográfica potencial (Phillips et al. 2004, 2006). Esse teste avalia se o modelo apresenta desempenho distinto do acaso, baseando-se no tamanho da área indicada como adequada para a presença da espécie (dentro do *Threshold*) e no número de erros causados por omissão não prevista pela modelagem (Phillips et al. 2004, 2006). Os testes binomiais foram realizados no *software* BioEstat 5.0 (Ayres et al. 2007).

O modelo com desempenho satisfatório foi aquele cujo (p) do teste binomial teve valor inferior a 0.05. Para o caso de igualdade no (p) do teste binomial, os critérios secundários, terciários e quaternários utilizados na comparação de desempenho dos modelos foram respectivamente: o poder do teste; o tamanho da área indicada prevista pela modelagem; e o número de erros causados por omissão.

Inicialmente foi comparado o desempenho dos modelos computados por habito: flutuante livre (*E. crassipes*) ou submersa fixa (*E. densa*). Em seguida, os modelos foram avaliados quanto à natureza dos registros de ocorrência das espécies (informações de campo x herbários e artigos científicos). As camadas ambientais utilizadas nesses procedimentos foram os 19 bioclimáticos ou 13 limnológicos, sendo esses últimos provenientes de informações compiladas dos diferentes períodos hidrológicos.

Após a identificação do melhor forma de obtenção dos registros das espécies, esses foram utilizados na otimização dos demais modelos computados para as espécies

analisadas. Os modelos subsequentes foram comparados em relação à natureza dos preditores ambientais. A primeira comparação foi realizada entre os modelos computados com preditores de diferentes categorias (bioclimáticos x limnológicos com dados compilados) e, posteriormente, para preditores limnológicos obtidos com informações de diferentes períodos hidrológicos (vazante x cheia x compilados).

Foi testado ainda a influencia de tratamentos estatísticos na escolha dos preditores ambientais e, conseqüentemente, no desempenho dos modelos computados para *E. crassipes* e *E. densa*. Os tratamentos estatísticos utilizados foram: seleção de preditores ambientais não colineares; seleção de preditores ambientais correlacionados com os registros de ocorrência das espécies (variável resposta).

Para selecionar as variáveis ambientais foram realizadas correlações logísticas entre cada variável ambiental e os registros de cada espécie. Foram selecionadas apenas as variáveis correlacionadas ($p < 0.05$) com no mínimo 1% de explicação no modelo parcial. Para identificar as variáveis ambientais colineares foram realizadas correlações logísticas entre uma variável ambiental e a variável resposta, utilizando as demais variáveis ambientais como co-variáveis. As análises de correlação logística foram realizadas pelo algoritmo Maxent versão 3.3.2 (Phillips et al. 2006). Após a seleção estatística, foram computados modelos com os preditores bioclimáticos ou limnológicos não colineares e/ou correlacionados com a variável resposta.

Foram computados modelos finais a partir dos piores e melhores conjuntos de dados bióticos e preditores ambientais de cada espécie. Os modelos finais foram confrontados entre si e entre todos os demais modelos computados para cada espécie, através do (p) e poder do teste binomial, do tamanho da área predita (dentro do corte Threshold) e do número de omissões não preditos.

Resultados

Comparação de modelos pelas formas biológicas (submersa x flutuante)

Dois dos modelos computados para *E. densa* (11.11%) apresentaram desempenho ao acaso ($p > 0.05$), enquanto que oito modelos gerados para *E. crassipes* (44.44%) não apresentaram desempenhos satisfatórios (Tabelas 2 e 3). Excluindo os modelos computados a partir de registros de herbário/artigos, não foram constatados modelos com desempenho insatisfatório para *E. densa*. O número de erros causados por omissão dos modelos computados para a espécie *E. crassipes* foi superior (33 erros) ao constatado para

E. densa (29 erros), sendo esses números correspondentes, respectivamente, a 11.92% e 9.35% do total de pontos teste e treino utilizados nos modelos computados de cada espécie. A média de áreas com adequabilidade ambiental (dentro do corte *Threshold*) indicada para cada modelo computado de *E. densa* foi 748 km² (10.78%) menor que a área manchada para *E. crassipes* (Tabelas 2 e 3).

Comparação por tipo de registro (campo x herbário/artigos)

Os valores de (*p*) dos testes binomiais obtidos a partir dos modelos computados para *E. densa* e *E. crassipes* evidenciaram que aqueles gerados a partir de registros de herbário ou informação de trabalhos científicos obtiveram desempenho insatisfatório ($p > 0.05$) ou inferior àqueles computados a partir de dados bióticos obtidos de expedições a campo (Tabelas 2 e 3).

Comparação por classe de preditor ambiental (limnológicos x bioclimáticos)

Os modelos computados para *E. densa* e *E. crassipes* a partir de preditores bioclimáticos apresentaram desempenho inferior quando comparado aqueles gerados de preditores limnológicos compilados (Tabela 2).

Comparação por período hidrológico (compilados x cheia x vazante)

O padrão de distribuição geográfica de *E. densa* ou *E. crassipes* foi melhor explicado quando considerado a influência do período hidrológico, visto que os modelos computados a partir de camadas limnológicas com informações compiladas dos dois períodos hidrológicos apresentou desempenho inferior daqueles gerados com as camadas limnológicas geradas de dados restrito a cada período (Tabelas 2 e 3). O desempenho dos modelos computados a partir de dados limnológicos de cheia ou vazante apresentaram padrões distintos entre as espécies analisadas. Para *E. densa*, os modelos gerados a partir de variáveis aferidas no período de cheia do rio foram mais robustos quando comparado aos computados com informações limnológicas aferidas no período de vazante (Tabela 2). Em contrapartida, os modelos gerados para *E. crassipes* a partir da otimização com variáveis limnológicas aferidas no período de cheia do rio não apresentaram desempenho satisfatório, com exceção do modelo otimizado de preditores limnológicos não colineares (Tabela 3). Ainda assim, este modelo apresentou desempenho inferior quando comparado aos computados a partir das informações limnológicas aferidas no período de vazante.

Comparação por tratamento estatístico na seleção dos preditores ambientais (sem tratamento x correlacionados colineares x correlacionados não colineares)

Os modelos computados a partir de preditores ambientais não colineares e/ou correlacionados com a variável resposta apresentaram desempenho igual ou superior aos gerados com todas as variáveis ambientais (Tabelas 2 e 3). O conjunto e o percentual de contribuição das variáveis limnológicas preditoras nos modelos computados para *E. densa* e *E. crassipes* variaram por período hidrológico e profundidade (Tabelas 4 e 5).

Modelos finais

O modelo otimizado a partir dos registros de campo de *E. densa* com variáveis bioclimáticas e limnológicas (superfície / cheia) não colineares e correlacionada com a variável resposta apresentou o melhor desempenho computado para a espécie, enquanto que os modelos gerados a partir da correlação entre os registros de herbário/artigos e todas as variáveis bioclimáticas e limnológicas (com dados compilados das diferentes profundidades e períodos hidrológicos) apresentou o pior desempenho entre os modelos gerados para a espécie (Tabela 2).

O modelo final com melhor desempenho gerado para *E. densa* apresentou (Fig. 2A) AUC treino de 0.848, AUC teste de 0.803, *Threshold* igual a 0.330 e apenas um erro causado por omissão do modelo (o que representa 5.55% do total de registros da espécie), enquanto que o modelo com pior desempenho registrou AUC treino de 0.649, AUC teste de 0.193, *Threshold* igual a 0.443 e três erros de omissão (27.27% do total de pontos de ocorrência) (Fig. 2B).

Para *E. crassipes*, o modelo computado a partir dos preditores bioclimáticos e limnológicos (superfície / vazante) selecionados como não colineares e correlacionados com a variável resposta (Fig. 6A) apresentou desempenho satisfatório embora esse desempenho tenha sido inferior quando comparado ao modelo gerado apenas com os preditores limnológicos não colineares aferidos no período de vazante com dados de superfície (Tabela 3). O modelo gerado a partir da otimização entre os registros de herbário/artigos e as 19 variáveis bioclimáticas e 13 limnológicas (com dados compilados das diferentes profundidades e períodos hidrológicos) (Fig. 6B) apresentou desempenho insatisfatório, porém melhor do que aqueles computados da otimização de registros de

campo e variáveis limnológicas no período de cheia do rio (superfície), inclusive para o modelo com seleção de variáveis colineares (Tabela 3).

O modelo final de melhor desempenho gerado para *E. crassipes* (Fig. 3A) apresentou AUC treino de 0.887, AUC teste de 0.711, *Threshold* de 0.217, 5468 km² de área manchada e um erro por omissão (6.25% do total de registros da espécie), enquanto que o modelo gerado sem a seleção previa de variáveis bioclimáticas e limnológicas colineares e/ou não correlacionadas com a variável resposta (Fig. 3B) obteve AUC treino de 0.750, AUC teste de 0.302, *Threshold* de 0.415, 5174 km² de área manchada e 3 erros por omissão.

Discussão

A partir da comparação dos resultados dos testes binomiais das espécies analisadas ficou evidente a limitação dos modelos de distribuição geográfica computados para a macrófita aquática flutuante (*E. crassipes*) em relação à submersa fixa (*E. densa*).

Atribuímos tal constatação à baixa qualidade dos pontos utilizados para computar os modelos de *E. crassipes*. A reconhecida capacidade de deslocamento de macrófitas aquáticas flutuantes livres em ambientes lóticos ou semi-lóticos (Bernard et al. 1998; Adams et al. 2002; Ngari et al. 2009; Downing-Kunz e Stacey 2011) podem representar um problema de veracidade de ocorrência dessas plantas em ambientes com correnteza. A menção confirmada da deriva de *E. crassipes* para o rio São Francisco (Moura-Junior et al. 2011) reforça a nossa inferência sobre o viés dos registros de *E. crassipes* no rio São Francisco, independentemente do tipo de obtenção desses registros (em campo ou metadados). Caso essa constatação seja confirmada em futuros estudos sobre modelagem de distribuição geográfica potencial com macrófitas flutuantes poderemos nos deparar com um viés metodológico de difícil resolução que limitará as interpretações dos modelos gerados para plantas desse hábito.

Os resultados obtidos para os modelos computados a partir de registros de herbário/artigos também corroboram com a problemática da validação dos registros *E. crassipes*. Embora tenhamos conferido a identificação taxonômica e confirmado a acurácia e exatidão das coordenadas geográficas referenciadas para os espécimes de *E. crassipes* citados em herbários/artigos, a presença desses espécimes pode não representar seus ambientes originais, em função da capacidade de deriva desses organismos (como já mencionado). A problemática de validação dos pontos de ocorrência se estende para macrófitas aquáticas fixas. Muitas vezes macrófitas fixas ao solo fragmentam-se, sendo

conduzida pela correnteza até regiões a jusante do seu habitat natural (Titus e Hoover 1991; Bernard et al. 1998; Sousa et al. 2009). Dessa forma, o baixo desempenho dos modelos computados para *E. densa* com registros de herbário e/ou artigos científicos (todos não satisfatórios) frente aqueles gerados a partir de registros de campo (todos satisfatórios) pode ser explicado pela falta de informações que comprovem que os espécimes citados em herbário ou artigos estivessem fixos as solo no momento em que foram coletados, diferente dos nossos dados bióticos de campo.

Os resultados dos modelos computados com registros de herbário/artigo científico se contrapõem a determinadas premissas estabelecidas para a modelagem de plantas terrestre. A conferência na identificação taxonômica e acurácia das coordenadas geográficas são duas das principais premissas de validação dos dados treino em estudos com modelagem de plantas terrestres baseados em meta-dados (Soberson e Peterson 2004; Santana et al. 2008) que não funcionaram para as espécies de macrófitas aquáticas analisadas no presente estudo. A principal diferença dos registros obtidos para plantas terrestres ou macrófitas aquáticas está na capacidade de deslocamento dos espécimes dessas comunidades, que são incomuns nas plantas terrestres (sem considerar a dispersão de sementes) e comuns para as aquáticas, como mencionado anteriormente.

Diante da diversidade de preditores ambientais utilizados na modelagem de espécies de angiospermas terrestres, os bioclimáticos são predominantes nesses tipos estudos (Pearson e Dawson 2003; Pearson et al. 2004; Broennimann et al. 2007; Santana et al. 2008), o que pode ser considerado um contraponto aos resultados dos nossos modelos computados com preditores limnológicos (exceto os modelos gerados para *E. crassipes* com preditores limnológicos no período de cheia). Áreas de estudo com acentuado gradiente latitudinal apresentam sistemas bioclimáticos heterogêneos e elevada produtividade, o que influencia drasticamente na distribuição geográfica de espécies vegetais, enquanto que regiões com discretos gradientes latitudinais apresentam condições bioclimáticas (temperatura e precipitação), produtividade e, consequentemente, fitofisionômicas homogêneas (Briggs 1995; Buzas et al. 2002; Cox e Moore 2010; Moura-Junior et al. 2015). Em contrapartida, os estudos limnológicos têm apontado que as características abióticas da água podem apresentar variações marcantes entre ambientes e/ou ecossistemas inseridos em uma mesma faixa latitudinal, influenciando de forma efetiva a ocorrência das espécies (Barendregt e Bio 2003; Capers et al. 2010; Moura-Junior et al. 2015). Levando-se em consideração que a variação latitudinal da área de estudo foi

pequena (menor que 2°) podemos inferir que a variabilidade bioclimática da região foi pequena e, por isso, os preditores bioclimáticos apresentaram baixa explicabilidade quando comparado aos limnológicos, nos modelos computados para *E. densa* e *E. crassipes* no rio São Francisco.

A capacidade de competição por recurso e de ajuste a diferentes condições ambientais permite que espécies de macrófitas aquáticas invasoras apresentem, de maneira geral, ampla distribuição espacial em ecossistemas tropicais, sendo sua ocorrência pouco oscilante ao longo de um ciclo hidrológico normal (Sousa et al. 2010). Entretanto, a relevância do fator ciclo hidrológico na modelagem de distribuição geográfica de macrófitas aquáticas ficou constatado a partir da observação do desempenho dos modelos computados com dados limnológicos compilados dos períodos cheia e vazante frente àqueles gerados com dados limnológicos específicos de cada período hidrológico.

A variação dos conjuntos de preditores limnológicos explicativos na modelagem de *E. crassipes* e *E. densa* por período hidrológico chamou a atenção, haja vista que os registros de cada espécie foram os mesmos para os diferentes períodos hidrológicos. Ao analisar o conjunto de preditores limnológicos dos modelos computados para *E. densa* (todos satisfatórios e com registros de campo confiáveis) percebemos que turbidez foi o preditor mais importante em todos eles, independentemente do período hidrológico e/ou da profundidade em que as informações limnológicas foram coletadas. Isso nos permite inferir que, embora diferentes conjuntos de variáveis limnológicas possam explicar a distribuição geográfica de uma espécie de macrófita aquática ao longo de um ciclo hidrológico, alguma(s) dessas variáveis pode(m) ser limitante(s) para a ocorrência da espécie, caso a oscilação do nível da água no regime hidrológico seja intermediário. Sabe-se que amplas oscilações do nível e/ou vazão da água (rebaixamento ou pulso de inundação) podem alterar significativamente as características abióticas da água causando a morte de macrófitas aquáticas, enquanto que oscilações intermediárias em um ciclo hidrológico normal permitem a sobrevivência de espécies competidoras ajustadas a essas condições (Pedro et al. 2006; Santos e Thomaz 2007; Maltchik et al. 2007), fato que ocorreu no presente estudo com a invasora *E. densa*. Alguns estudos desenvolvidos em regiões tropicais (Bini et al. 2005; Sousa et al. 2009) já haviam apontado a turbidez como uma variável explicativa da ocorrência de macrófitas aquáticas submersas, o que ratifica a nossa inferência sobre fatores limitantes (em especial a turbidez) da ocorrência de macrófitas aquáticas, para ambientes com pequenas oscilações de vazão.

A significância dos modelos computados para *E. crassipes* com preditores limnológicos no período de vazante já era esperado. A vazante é o período do ciclo hidrológico onde ocorre diminuição da cota e vazão da água (Wetzel 2001) e, por sua vez, da dispersão por hidrocória e deriva das plantas aquáticas (Titus e Hoover 1991; Neiff 2003; Bornette e Puijalon 2011). Para espécies submersas fixas, níveis intermediários de vazão intensificam a troca de macro e micronutrientes entre a planta e água, aumentando sua atividade fotossintética (Bini et al. 1999). Essa constatação explica o bom desempenho dos modelos computados para *E. densa* com os dados limnológicos do período de cheia frente aos gerados com informações do período de vazante.

Ficou evidente que a profundidade de coleta das informações limnológicas influenciou significativamente na qualidade das camadas ambientais e, por sua vez, no desempenho da modelagem de distribuição geográfica potencial de macrófitas aquáticas. O bom desempenho dos modelos computados para *E. crassipes* com preditores limnológicos aferidos na superfície confirmam o esperado para espécie, em função do seu hábito flutuante e das raízes livres do sedimento (as quais absorvem os nutrientes nitrogenados e fosfatados diretamente da água).

Os artigos que discutem sobre ecologia de macrófitas aquáticas evidenciam que a ocorrência de espécies submersas apresenta uma forte relação com características físico-químicas do solo e sedimento (Barko et al. 1991; Bini et al. 1999; Clarke 2002; Jones et al. 2012). Nesse contexto, esperávamos que os modelos computados para *E. densa* com preditores limnológicos aferidos no fundo apresentassem desempenho similar ou superior àqueles gerados com as informações coletadas na superfície, o que não ocorreu. A provável explicação para os resultados supracitados é a relação funcional de variáveis relacionadas ao índice de atenuação da luz próximo a superfície (ex. turbidez) com a ocorrência de macrófitas aquáticas submersas. A quantidade de partículas em suspensão (turbidez) próximo a superfície influencia diretamente na taxa fotossintética ou a germinação de macrófitas aquáticas submersas (Bini et al. 2005; Sousa et al. 2009), o que corrobora com os resultados da correlação logística entre turbidez e presença de *E. densa*, registrados no nosso estudo.

As variáveis limnológicas condutividade elétrica, pH, nitrato, nitrito, fosfato inorgânico ou pH são reconhecidas como relevantes no entendimento dos padrões de ocorrência de macrófitas aquáticas (Barendregt e Bio 2003; Sousa et al. 2009; Bornette e Puijalon 2011). Essas variáveis ampliam a relação funcional da turbidez com a ocorrência

de macrófitas aquáticas submersas, pois ambientes com acúmulo de matéria orgânica (geralmente via mata ciliar) tendem a enriquecer-se com substâncias húmicas, as quais coagulam na presença de íons adsorventes e afundam no sedimento (Wetzel 2001). Tais características levam a redução da quantidade de partículas em suspensão na água e, por sua vez, ampliam os processos fotossintéticos e de germinação de macrófitas submersas (Sousa et al. 2009).

Nossos resultados corroboram com as inferências dos estudos supracitados, ao apontar a condutividade elétrica entre os preditores limnológicos mais explicativos dos modelos parciais computados para *E. densa*. Outro resultado que corrobora com as inferências dos trabalhos mencionados foi à colinearidade da condutividade elétrica frente a variável com maior poder de explicação (turbidez) dos modelos computados para *E. densa*. Entretanto, os modelos que excluíram as camadas limnológicas de condutividade elétrica ou nitrato (com dados da vazante), pH, fosfato inorgânico ou amônia (com dados de cheia) do procedimento de otimização com os registros de *E. densa* apresentaram melhor desempenho quando comparado aos modelos que consideraram essas camadas. Isso nos permite estabelecer duas premissas importantes para os futuros estudos com modelagem de distribuição geográfica potencial de macrófitas aquáticas: 1º devemos destituir a relação funcional da relação estatística entre variáveis limnológicas e padrões de distribuição de macrófitas aquáticas; 2º determinadas variáveis limnológicas reconhecidamente influentes na ecológica de macrófitas aquáticas (ex. condutividade elétrica) devem ser evitadas na computação de modelos de nicho potencial, desde que essas sejam colineares, ou seja, que exerçam influência negativa na relação estatística de variáveis ambientais bem correlacionadas com a variável resposta (registros da espécie alvo), levando a ruídos no procedimento de otimização. A constatação da importância da exclusão de variáveis colineares da otimização em estudos com modelagem de nicho potencial já havia sido reportada para estudos com plantas terrestres (Phillips et al. 2004, 2006).

A seleção de variáveis ambientais ganha ainda mais importância nos estudos cujo objetivo é prever áreas ambientalmente adequadas à ocorrência de espécies invasoras (Phillips et al. 2004, 2006). A escolha equivocada de preditores ambientais “explicativos” pode levar a erros de tomada de decisão em ações de manejo de espécies invasoras, assim como no estabelecimento de estratégias de recuperação para áreas degradadas (Eisenlohr 2014).

Os modelos finais computados para *E. densa* ratificaram a eficácia da avaliação de aspectos metodológicos (escolha do melhor conjunto de dados bióticos e ambientais) e/ou estatísticos (correlação com a variável resposta; colinearidade das variáveis ambientais) na modelagem de distribuição geográfica potencial de macrófitas aquáticas submersas fixa.

O resultado esperado para a modelagem final de *E. crassipes* seria o mesmo aguardado para *E. densa*, tendo como modelo de melhor desempenho aquele computado a partir de preditores limnológicos e bioclimáticos não colineares e correlacionados com a variável resposta, o que não ocorreu. A comparação dos modelos parciais computados com preditores limnológicos não colineares (no período de vazante) frente ao modelo final computado com preditores limnológicos e bioclimáticos (não colineares e correlacionados com a variável resposta) evidenciou que, sobre determinadas situações, a inclusão de preditores bioclimáticos associado aos limnológicos podem diminuir o desempenho dos modelos de distribuição geográfica potencial de macrófitas aquáticas. Como mencionado anteriormente, a variação bioclimática em uma escala local pode ser pequena ao ponto de não prever bem a distribuição potencial de macrófitas aquáticas. Além disso, os preditores bioclimáticos podem ser colineares aos limnológicos, o que também influenciaria no processo de otimização.

Contudo, avaliando o desempenho de todos os modelos computados para *E. crassipes* podemos inferir que a validação dos dados bióticos influenciou de forma mais efetiva (negativamente) na modelagem da espécie do que a inclusão ou exclusão de preditores bioclimáticos no procedimento de otimização, visto que todos os modelos computados com preditores bioclimáticos e dados bióticos obtidos em campo (considerados mais acurados que os dados de herbário/artigos) apresentaram desempenho satisfatório, o que não se ocorreu para os modelos computados com preditores limnológicos no período de cheia. Dessa forma, algumas inferências realizadas baseando-se nos modelos computados para *E. crassipes* (e.g influência negativa da inclusão de preditores bioclimáticos junto à preditores limnológicos no modelo final de macrófitas aquáticas) pode está sendo influenciada pela baixa qualidade dos dados bióticos, obtidos tanto por informações de herbário/artigos quanto por registros de campo.

Conclusão

Em síntese, acreditamos que a modelagem de distribuição geográfica potencial de macrófitas aquáticas apresenta premissas metodológicas, biológicas e estatísticas

específicas para a comunidade, tais como: os registros da espécie devem ser baseados apenas em informações de campo, nunca de metadados (não confiáveis para essas plantas); a obtenção dos registros de ocorrência deve considerar o hábito da espécie (sobretudo para espécies flutuantes, devido a sua capacidade de deriva em ambientes com correnteza); os melhores preditores são aqueles que apresentam variação na área de estudo, sendo essa variação dependente da escala de observação (os limnológicos parecem bons preditores para estudos em escala local); deve-se considerar sempre a influência do ciclo hidrológico e da profundidade em que são coletadas as informações limnológicas (a dinâmica ambiental na superfície parece exercer maior influência na modelagem de macrófitas submersas e flutuantes); as camadas computadas com informações de campo são mais representativas do que aquelas geradas com dados compilados de estações meteorológicas (ex. Bioclim); é importante respeitar os limites geográficos da espécie (macrófitas aquáticas não ocorrem em ambientes terrestres); a seleção de preditores ambientais por análises estatísticas amplia o desempenho dos modelos; antes de se estabelecer o modelo final é primordial testar várias combinações de pontos teste e treino com preditores ambientais, sendo o teste binomial o melhor critério de comparação de desempenho dos modelos preliminares.

Diante das conclusões do presente estudo, decidimos propor um tutorial que possa auxiliar futuros estudos sobre modelagem de distribuição geográfica de macrófitas aquáticas (Figura 4). Embora estejamos reduzindo algumas lacunas do conhecimento ecológico de macrófitas aquáticas e apontando alternativas para a elaboração de estratégias de manejo de espécies invasoras, é importante ressaltar que o presente estudo é apenas a primeira tentativa de discutir questões metodológicas e estatísticas sobre modelagem de plantas aquáticas com enfoque crítico e analítico, o que poderá ser revisado e atualizado posteriormente.

Agradecimentos

Os autores agradecem a Companhia Hidrelétrica do São Francisco (CHESF) pelo financiamento do projeto e a Fundação de Amparo à Pesquisa do estado de Minas Gerais (FAPEMIG) pela concessão parcial da bolsa de doutoramento do primeiro autor.

Referências

Adams, C.S., Boar R.R., Hubble D.S., Gikungu M., Harper D.M., Hickley P., Tarras-Wahlberg N., 2002. The dynamics and ecology of exotic tropical species in floating plant mats: Lake Naivasha, Kenya. *Hydrobiologia* 488(1-3): 115–122.

ANA – Agência Nacional de Águas (Brasil), 2012. Panorama da qualidade das águas superficiais do Brasil 2012. ANA, Brasília.

ANA – Agência Nacional de Águas (Brasil), 2015. Rede hidrográfica do São Francisco, (<http://www2.ana.gov.br/Paginas/portais/bacias/SaoFrancisco.aspx>). Acesso em 20/04/2015.

Anderson, R.P., Peterson A.T., Gómez-Laverde M., 2002. Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos* 98, 3–16. doi/10.1034/j.1600-0706.2002.t01-1-980116.x

Anderson, R.P., Lew D., Peterson A.T., 2003. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecol. Model.* 162(3), 211-232.

Azza, N., Denny P., Van-De-Koppel J., Kansime F., 2006. Floating mats: their occurrence and influence on shoreline distribution of emergent vegetation. *Freshwater Biol.* 51, 1286-1297. doi:10.1111/j.1365-2427.2006.01565.x

Ayres, M., Ayres M.J., Ayres D.L., Santos S.A., 2000. *Bioestat 2.0: aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas*. Sociedade Civil Mamirauá/CNPq, Brasília.

Barendregt, A., Bio A.M.F., 2003. Relevant variables to predict macrophyte communities in running waters. *Ecol. Model.* 160, 205-217. doi:10.1016/S0304-3800(02)00254-5

Barnes, M.A. et al., 2014. Geographic selection bias of occurrence data influences transferability of invasive *Hydrilla verticillata* distribution models. *Ecol. Evol.* 4(12), 2584-2593. doi: 10.1002/ece3.1120

- Barko, J.W., Gunnison D., Carpenter S.R., 1991. Sediment interactions with submersed macrophyte growth and community dynamics. *Aquat. Bot.* 41: 41–65.
- Bernard, C., Mouillot F., Christophe H.P., 1998. Flood drift and propagule bank of aquatic macrophytes in a riverine wetland. *J. Veg. Sci.* 9, 631-640.
- Bini, M., Thomaz S.M., Murphy K.J., Camargo A.F.M., 1999. Aquatic macrophyte distribution in relation to water and sediment conditions in the Itaipu Reservoir, Brazil. *Hydrobiologia* 415, 147–154.
- 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. doi:10.1016/j.aquabot.2005.06.010
- Bornette, G., Puijalon S., 2011. Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. *Aquat. Sci.* 73(1), 1-14. doi:10.1007/s00027-010-0162-7
- Briggs, J.C., 1995. *Global Biogeography*. Elsevier Science, Amsterdam.
- Broennimann, O., Treier U.A., Müller-Schärer H., Thuiller W., Peterson A.T., Guisan A., 2007. Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecol. Lett.* 10(8), 701-709. doi/10.1111/j.1461-0248.2007.01060.x
- Brundu G., 2015. Plant invaders in European and Mediterranean inland waters: profiles, distribution, and threats. *Hydrobiologia* 746, 61-79. doi:10.1007/s10750-014-1910-9
- Buzas, M.A., Collins L.S., Culver S.J., 2002. Latitudinal difference in biodiversity caused by higher tropical rate of increase. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99, 7841-7843. doi:10.1073/pnas.122241499
- Cancian, L.F.; Camargo A.F.M., 2011. Utilização de Sistemas de Informações Geográficas, softwares e algoritmos de modelagem para geração de modelos de distribuição geográfica potencial de espécies de macrófitas aquáticas em bacias hidrográficas. *Boletim ABLimno* 39, 1-10.

- Capers, R.S., Selsky R., Bugbee G.J., 2010. The relative importance of local conditions and regional processes in structuring aquatic plant communities. *Freshwater Biol.* 55, 952-966. doi:10.1111/j.1365-2427.2009.02328.x
- Clarke S.J., 2002. Vegetation growth in rivers: influences upon sediment and nutrient dynamics. *Prog. Phys. Geog.* 26, 159-172.
- Cox, C.B., Moore P.D., 2010. *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*. 8 ed. Blackwell, Oxford.
- De Lima, A.E., Severi W., 2014. Estado trófico na cascata de reservatórios de um rio no semiárido brasileiro. *Rev. Bras. Ciênc. Agrar.* 9, 124-133. doi:10.5039/agraria.v9i1a2603
- Downing-Kunz, M., Stacey M., 2011. Flow-induced forces on free-floating macrophytes. *Hydrobiologia* 671(1), 121-135. doi:10.1007/s10750-011-0709-1
- Eisenlohr, P.V., 2014. Persisting challenges in multiple models: a note on commonly unnoticed issues regarding collinearity and spatial structure of ecological data. *Braz. J. Bot.* 37, 365-371. Doi: 10.1111/btp.12254
- Elith, J. et al., 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29, 129-151. doi:10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x
- Feijoó, C.S., Momo F.R., Bonetto C.A., Tur N.M., 1996. Factors influencing biomass and nutrient content of the submersed macrophyte *Egeria densa* Planch. in a pampasic stream. *Hydrobiologia* 341(1), 21-26. doi:10.1007/BF00012299
- Fielding, A.H., Bell J.F., 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environ. Conserv.* 24(1), 38-49.
- Golterman, H.L., Clymo R.S., Ohnstad M.A.M., 1978. *Methods for physical and chemical analysis of freshwater*. BlackwellScientific Publications, Oxford.

- Guisan, A., Thuiller W., 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol. Lett.* 8, 993-1009.
- Henry-Silva, G.G., Camargo A.F.M., 2005. Interações ecológicas entre as macrófitas aquáticas flutuantes *Eichhornia crassipes* e *Pistia stratiotes*. *Hoehnea* 32(3), 445-452.
- Hijmans, R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 25, 1965-1978. doi: 10.1002/joc.1276
- Jones, J.I., Collins A.L., Naden P.S., Sear D.A., 2012. The relationship between fine sediment and macrophytes in rivers. *River Res. Appl.* 28(7), 1006-1018. doi: 10.1002/rra.1486
- Kamino, L.H.Y., 2009. Modelos de distribuição geográfica potencial: aplicação com plantas ameaçadas de extinção da floresta atlântica. Tese de doutorado em Biologia Vegetal (Universidade Federal de Minas Gerais).
- Lehtonen, S., 2009. On the origin of *Echinodorus grandiflorus* (Alismataceae) in Florida (“*E. floridanus*”), and its estimated potential as an invasive species. *Hydrobiologia* (2009) 635:107–112. doi 10.1007/s10750-009-9903-9
- Liu, C., Berry P.M., Dawson T.P., Pearson, R.G., 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28(3), 385-393. doi/10.1111/j.0906-7590.2005.03957.x
- Lobo, J.M., Jiménez-Valverde A., Real R., 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecol. Biogeogr.* 17(2), 145-151. doi:10.1111/j.1466-8238.2007.00358.x
- Lorenzen, C.J., 1967. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.* 12, 343-346.

Lorenzi, H., 2008. Plantas daninhas do Brasil: terrestres, aquáticas, parasitas e tóxicas.: Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa.

Mackereth, J.F.H., Heron J., Talling J.F., 1978. Water analysis: some revised methods for limnologists. *Freshwater Biol. Ass.* 36, 1-121.

Maltchik, L., Rolon A.S., Schott P., 2007. Effects of hydrological variation on the aquatic plant community in a floodplain palustrine wetland of southern Brazil. *Limnology* 8(1), 23-28. doi:10.1007/s10201-006-0192-y

Moura-Júnior, E.G., Abreu M.C., Severi W., Lira G.A.S.T., 2011. O gradiente rio-barragem do reservatório de Sobradinho afeta a composição florística, riqueza e formas biológicas das macrófitas aquáticas? *Rodriguésia* 62, 731-742.

Moura-Júnior, E.G., Paiva R.M.S., Ferreira A.C., Pacopahyba L.D., Tavares A.S., Ferreira F.A., Pott A., 2015. Updated checklist of aquatic macrophytes from Northern Brazil. *Acta Amaz.* 45, 111-132. doi:10.1590/1809-4392201402662

Mukherjee, A., Christman M.C., Overholt W.A., Cuda J. P., 2011. Prioritizing areas in the native range of *hygrophila* for surveys to collect biological control agents. *Biol. Control.* 56(3), 254-262. doi:10.1016/j.biocontrol.2010.11.006

Murphy, K.J., Pieterse A.H., 1990. Present status and prospects of integrated control of aquatic weeds. In: Pieterse, A.H., Murphy K.J. (eds), *The Ecology and Management of Nuisance Aquatic Vegetation*. Oxford Publications, New York, pp. 222-227.

Ngari, A.N., Kinyamario J.I., Ntiba M.J., Mavuti K.M., 2009. Factors affecting abundance and distribution of submerged and floating macrophytes in Lake Naivasha, Kenya. *Afr. J. Ecol.* 47(1): 32-39. doi/10.1111/j.1365-2028.2007.00911.x

Pearson, R.G., Dawson T.P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecol. Biogeogr.* 12, 361-371. doi/10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x

Pearson, R.G., Dawson T.P., Liu C., 2004. Modelling species distributions in Britain: a hierarchical integration of climate and land-cover data. *Ecography* 27, 285-298. doi/10.1111/j.0906-7590.2004.03740.x

Pearson, R.G., Pearson R.G., Raxworthy C.J., Nakamura M., Peterson A.T., 2007. Predicting species' distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *J. Biogeogr.* 34, 102-117. doi/10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x

Pedro F., Maltchik L., Bianchini Jr I., 2006. Hydrologic cycle and dynamics of aquatic macrophytes in two intermittent rivers of the semi-arid region of Brazil. *Braz. J. Biol.* 66(2B), 575-585. doi: 10.1590/S1519-69842006000400002

Peterson, A.T., 2003. Predicting the Geography of Species' Invasions Via Ecological Niche Modeling. *Q. Rev Biol.* 78, 419-433.

Peterson, A.T., 2006. Ecological niche modelling and strategizing for species reintroductions. *Oryx* 40, 411-418. doi:10.17161/bi.v3i0.29

Peterson, A.T., Papeş M., Eaton M., 2007. Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography* 30(4), 550-560. doi/10.1111/j.0906-7590.2007.05102.x

Peterson, A.T. Peterson A.T., Papeş M., Soberón J., 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modelling. *Ecol. Model.* 213, 63-72. doi:10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008

Phillips, S.J., Dudík M., Schapire R.E., 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. In: *International Conference on Machine Learning* (ed.), *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning*. ACM Press, New York, pp. 655-662.

- Phillips, S. J., Anderson R.P., Schapired R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Model.* 190, 231-259. doi:10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- Pott, V.J., Pott A., 2000. Plantas aquáticas do Pantanal. Embrapa: Comunicação, Brasília.
- Santana, F. S., De Siqueira M.F., Saraiva A.M., Correa P.L.P., 2008. A reference business process for ecological niche modelling. *Ecol. Inform.* 3(1), 75-86. doi:10.1016/j.ecoinf.2007.12.003
- Dos Santos, A.M., Thomaz S.M., 2007. Aquatic macrophytes diversity in lagoons of a tropical floodplain: the role of connectivity and water level. *Austral Ecol.* 32(2), 177-190. 10.1111/j.1442-9993.2007.01665.x
- Shiratsuchi, L.S., Sano E.E., Bezerra, H.S., 2005. Manual de utilização das principais funções do programa computacional ArcView 3.2 no apoio à agricultura de precisão. Embrapa, Planaltina.
- Siqueira, M.F., Durigan G., 2007. Modelagem da distribuição geográfica de espécies lenhosas de cerrado no Estado de São Paulo. *Rev. Bras. Bot.* 30, 233-243.
- SpeciesLink, 2015. Lista de espécies da flora do Brasil, (<http://www.splink.org.br/index?lang=pt>). Acesso em 20/04/2015.
- Soberón, J., Peterson T., 2004. Biodiversity informatics: managing and applying primary biodiversity data. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 359, 689-698. doi:10.1098/rstb.2003.1439
- Soberon, J. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2, 1-10.
- 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. doi:10.1007/s10750-009-9828-3

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. doi:10.1016/j.aquabot.2009.10.002

Tanner, C.C., Clayton J.S., Coffey B.T., 1990. Submerged-vegetation changes in Lake Rotoroa (Hamilton, New Zealand) related to herbicide treatment and invasion by *Egeria densa*. *New. Zeal. J. Mar. Fresh.* 24(1), 45-57. doi:10.1080/00288330.1990.9516401

Titus, J. E., Hoover D.T., 1991. Toward predicting reproductive success in submersed freshwater angiosperms. *Aquat. Bot.* 41(1), 111-136.

Valderrama, J.C., 1981. The simultaneous analysis of total nitrogen and total phosphorus in natural waters. *Mar. Chem.* 10(2), 109-122.

Wetzel, R.G., 2001. *Limnology*. 3^o ed. W.B. Sandres, Philadelphia.

Material Suplementar

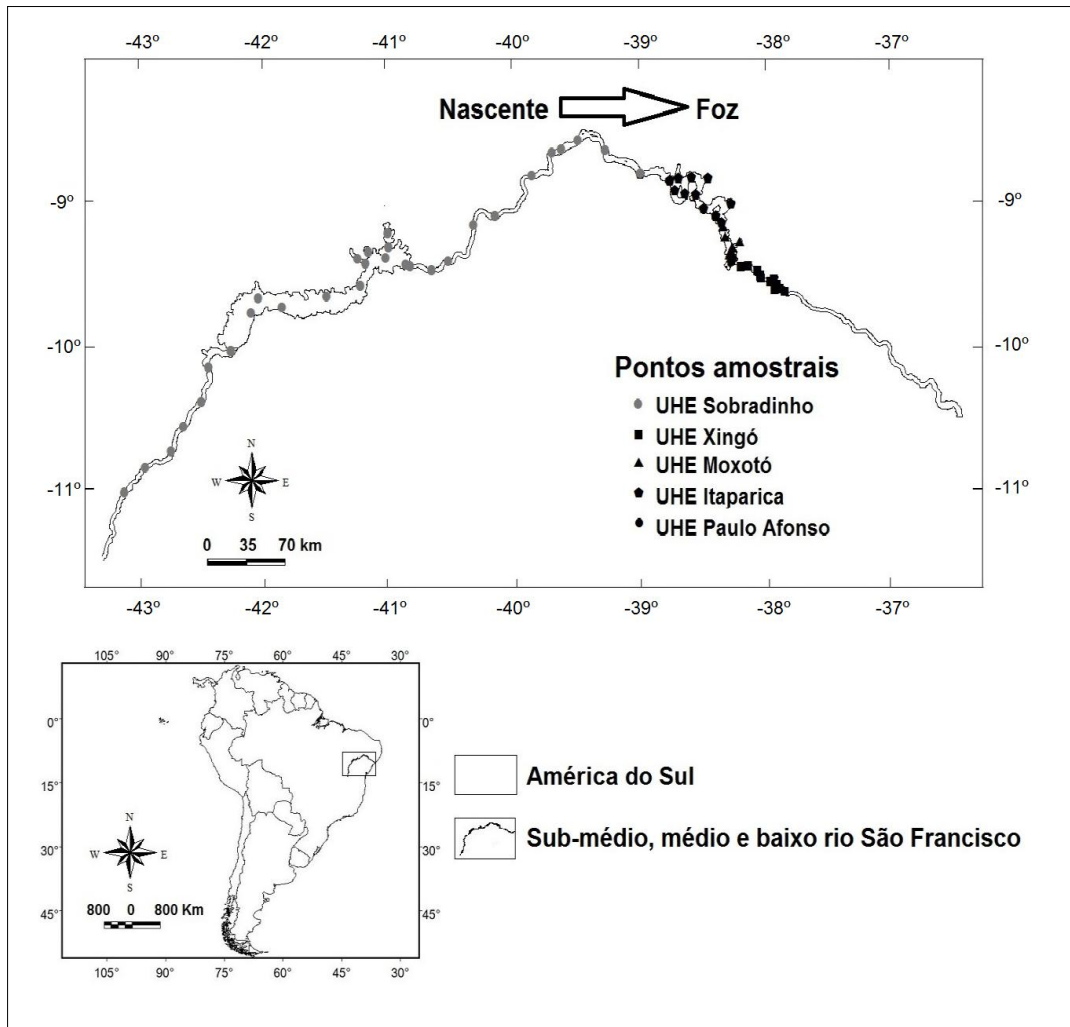


Fig 1. Localização geográfica da área de estudo e dos pontos amostrais alocados nas UHE's dos trechos médio (em cinza) e sub-médio e baixo (em preto) do rio São Francisco. Pontos de aferição dos dados limnológicos no sentido nascente foz do rio.

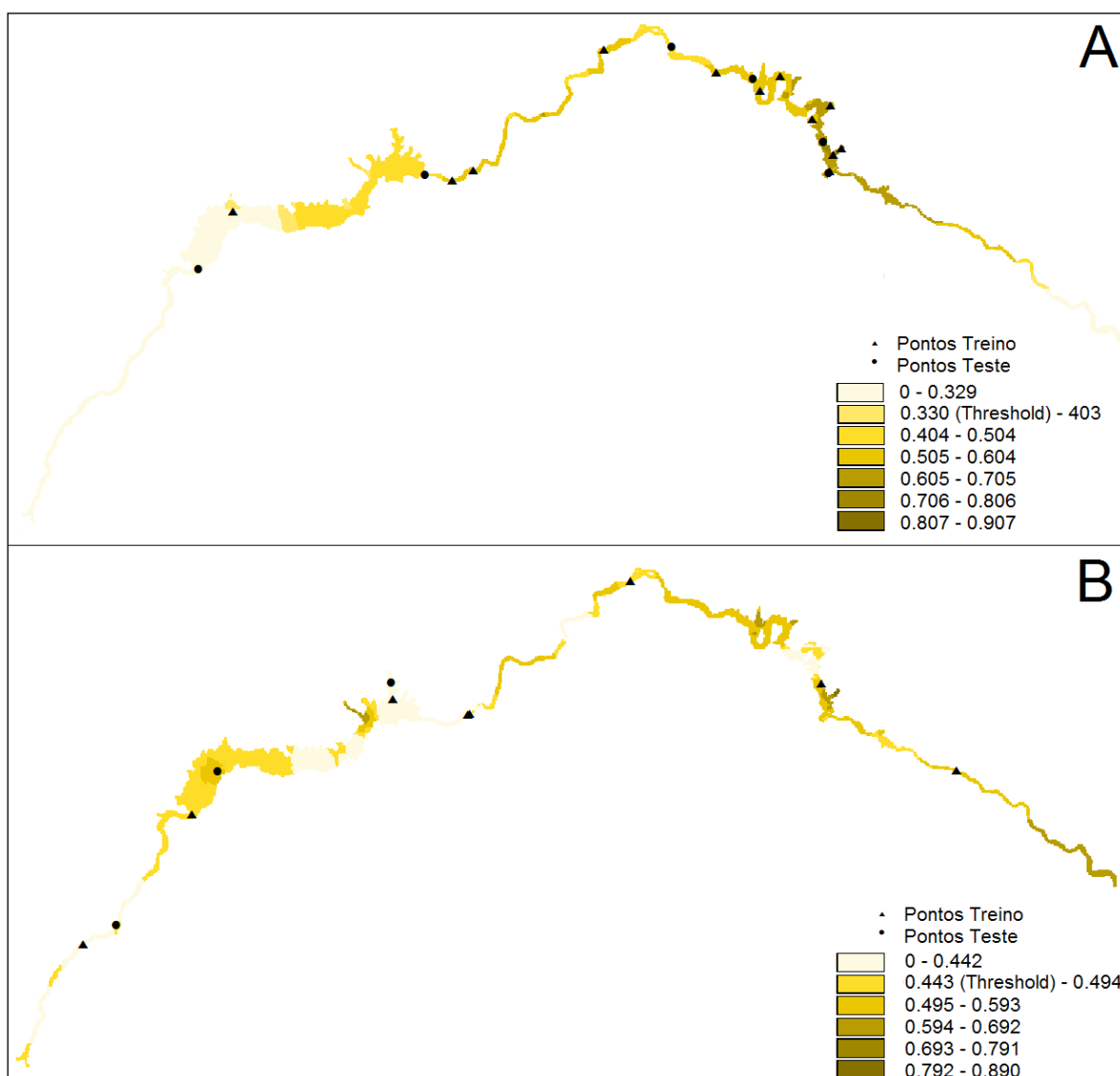


Fig 2. Modelos de distribuição geográfica potencial para *E. densa* no rio São Francisco (Brasil), computado a partir da otimização de registro de campo com variáveis bioclimáticas e limnológicas não colineares e correlacionadas com a variável resposta (A), e modelo gerado da otimização de registro herbários e/ou artigos científicos com as 19 variáveis bioclimáticas e 13 limnológicas (sem seleção prévia das colineares e/ou não correlacionadas com a variável resposta) (B).

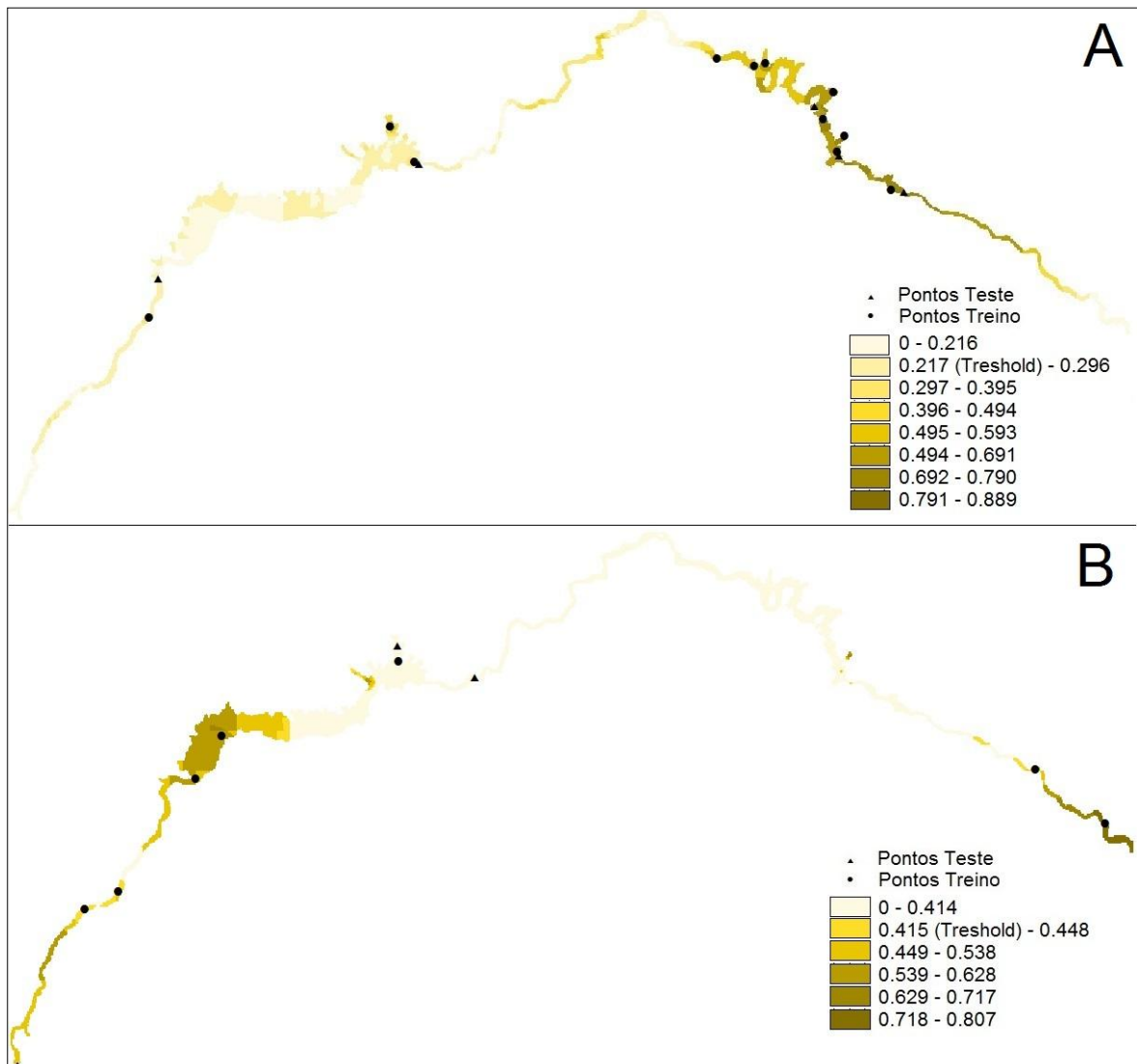


Fig 3. Modelos de distribuição geográfica potencial para *E. crassipes* no rio São Francisco (Brasil), computado a partir da otimização de registro de campo com variáveis bioclimáticas e limnológicas não colineares e correlacionadas com a variável resposta (A), e modelo gerado da otimização de registro herbários e/ou artigos científicos com as 19 variáveis bioclimáticas e 13 limnológicas (sem seleção prévia das colineares e/ou não correlacionadas com a variável resposta) (B).


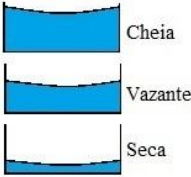
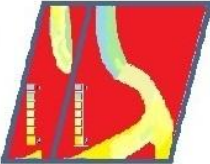
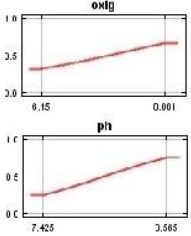
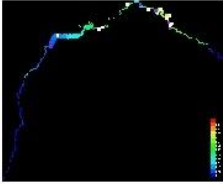
<p>1º Coleta de dados Bióticos</p>		<ul style="list-style-type: none"> • Apenas registros de campo, nunca de metadados • Considerar o hábito da espécie (atentar para a deriva das flutuantes)
<p>2º Coletas de dados Abióticos</p>		<ul style="list-style-type: none"> • Priorizar preditores que oscilem no espaço (observar a escala de estudo) • Considerar período hidrológico e profundidade
<p>3º Camadas ambientais</p>		<ul style="list-style-type: none"> • Priorizar a computação de <i>rasteres</i> com dados de campo • Respeitar os limites de distribuição da espécie (apenas <i>shapes</i> aquáticos)
<p>4º Seleção de variáveis ambientais explicativas</p>		<ul style="list-style-type: none"> • Realizar análises preliminares para selecionar variáveis correlacionadas com os registros da espécie • Considerar a colinearidade
<p>5º Modelagem Preliminar</p>		<ul style="list-style-type: none"> • Testar combinações de pontos teste e treino (máximizar AUC) • Testar combinações de dados bióticos e abióticos • Utilizar o teste Binomial para avaliação de desempenho

Fig 4. Tutorial para modelagem de distribuição geográfica potencial de macrófitas aquáticas, baseando-se no estudo de caso com as invasoras *E. crassipes* e *E. densa* no rio São Francisco, Brasil.

Tabela 1. Pontos teste e treino de *E. crassipes* e *E. densa* utilizados no teste externo, coletados de expedições de campo no rio São Francisco (Brasil), ou de artigos científicos e herbários brasileiros. Legenda: (EAC) - Herbário Prisco Bezerra da Universidade Federal do Ceará; (HUEFS) - Herbário da Universidade Estadual de Feira de Santana (HVASF) - Herbário Vale do São Francisco da Universidade Federal do Vale do São Francisco.

<i>E. densa</i>			<i>E. crassipes</i>		
Longitude	Latitude	Fonte dos dados/Tipo de ponto	Longitude	Latitude	Fonte dos dados/Tipo de ponto
42W 14' 24"	10S 02' 22"	Campo/treino	37W 52' 48"	9S 36' 21"	Campo/treino
40W 37' 48"	9S 28' 14"	Campo/treino	42W 28' 40"	10S 23' 44"	Campo/treino
40W 29' 47"	9S 24' 23"	Campo/treino	40W 58' 57"	9S 12' 50"	Campo/treino
39W 40' 17"	8S 38' 44"	Campo/treino	40W 50' 06"	9S 25' 59"	Campo/treino
38W 57' 42"	8S 47' 29"	Campo/treino	38W 57' 42"	8S 47' 30"	Campo/treino
38W 13' 14"	9S 18' 44"	Campo/treino	38W 43' 38"	8S 50' 10"	Campo/treino
38W 41' 05"	8S 54' 21"	Campo/treino	38W 39' 25"	8S 49' 12"	Campo/treino
38W 33' 14"	8S 48' 42"	Campo/treino	38W 14' 09"	8S 59' 48"	Campo/treino
38W 14' 09"	8S 59' 48"	Campo/treino	38W 17' 57"	9S 09' 57"	Campo/treino
38W 21' 15"	9S 05' 02"	Campo/treino	38W 12' 55"	9S 22' 09"	Campo/treino
38W 14' 37"	9S 24' 58"	Campo/treino	38W 09' 57"	9S 16' 15"	Campo/treino
38W 09' 57"	9S 16' 15"	Campo/treino	37W 48' 03"	9S 36' 53"	Campo/teste
42W 01' 14"	9S 40' 01"	Campo/teste	42W 25' 12"	10S 09' 13"	Campo/teste
40W 48' 20"	9S 26' 33"	Campo/teste	40W 48' 20"	9S 26' 33"	Campo/teste

Tabela 1. Continuação...

<i>E. densa</i>			<i>E. crassipes</i>		
Longitude	Latitude	Fonte dos dados/ Tipo de ponto	Longitude	Latitude	Fonte dos dados/ Tipo de ponto
39W 14' 31"	8S 37' 54"	Campo/teste	38W 21' 15"	9S 05' 02"	Campo/teste
38W 43' 38"	8S 50' 10"	Campo/teste	38W 12' 19"	9S 23' 32"	Campo/teste
38W 16' 52"	9S 14' 04"	Campo/teste	40W 58' 26"	9S 18' 36"	Moura-Junior et al. 2011/Treino
38W 14' 45"	9S 25' 53"	Campo/teste	42W 14' 25"	10S 02' 23"	Moura-Junior et al. 2011/Treino
42W 55' 45"	10S 51' 20"	Moura-Junior et al. 2011/Treino	37W 00' 49"	9S 58' 58"	(HUEFS 206664)speciesLink 2015/Treino
42W 14' 25"	10S 02' 23"	Moura-Junior et al. 2011/Treino	36W 34' 46"	10S 19' 12"	(HUEFS 206726)speciesLink 2015/Treino
40W 58' 58"	9S 12' 51"	Moura-Junior et al. 2011/Treino	42W 43' 03"	10S 44' 37"	Moura-Junior et al. 2011/Treino
40W 29' 43"	9S 24' 42"	(HVASF 11243) speciesLink 2015 /Treino	42W 04' 35"	9S 46' 23"	Moura-Junior et al. 2011/Treino
40W 29' 20"	9S 24' 22"	(HVASF 11713) speciesLink 2015/Treino	42W 55' 45"	10S 51' 20"	Moura-Junior et al. 2011/Treino
39W 28' 05"	8S 34' 01"	(HVASF 16603) speciesLink 2015/Treino	43W 25' 48"	13S 15' 47"	(HUEFS 202726)speciesLink 2015/Teste
38W 15' 49"	9S 12' 40"	(EAC 34357) speciesLink 2015 /Treino	40W 30' 05"	9S 24' 36"	(HVASF 12865)speciesLink 2015/ Teste
37W 24' 39"	9S 45' 34"	(HUEFS 206644) speciesLink 2015/Treino	40W 58' 58"	9S 12' 51"	Moura-Junior et al. 2011/Teste
42W 43' 03"	10S 44' 37"	Moura-Junior et al. 2011/Teste			
42W 04' 35"	9S 46' 23"	Moura-Junior et al. 2011/Teste			
40W 58' 26"	9S 18' 36"	Moura-Junior et al. 2011/Teste			

Tabela 2. Resultados dos modelos computados para a espécie *E. densa* no rio São Francisco, Brasil. Legendas: (*) Modelos com piores desempenhos; (**) Modelos com melhores desempenhos; (-) resultado igual ao modelo computado com preditores ambientais não colineares.

Modelos	Dados	Área (km ²)	Erros	Teste Binomial			AUC	
				P	Poder (0.05)	Threshold	Treino	Teste
Bioclim (completo)	Herbário/artigos	8234	1	0.0517*	0.68	0.402	0.700	0.455
Bioclim (completo)	Campo	6603	2	0.0118*	0.89	0.144	0.841	0.682
Bioclim (preditores com colineares)	Campo	6387	2	0.0078	0.93	0.148	0.835	0.682
Bioclim (preditores sem colineares)	Campo	6387	2	0.0078	0.93	0.149	0.835	0.682
Compilado superfície (completo)	Campo	7426	1	0.0133	0.95	0.189	0.791	0.613
Cheia superfície (completo)	Herbário/artigos	5980	3	0.1442*	0.14	0.340	0.855	0.341
Cheia superfície (completo)	Campo	5426	1	< 0.0001**	1.00	0.320	0.826	0.73
Cheia superfície (preditores com colineares)	Campo	-	-	-	-	-	-	-
Cheia superfície (preditores sem colineares)	Campo	5274	1	< 0.0001**	1.00	0.315	0.833	0.759
Cheia fundo (completo)	Campo	5425	2	0.0008	1.00	0.305	0.786	0.641
Cheia fundo (preditores com colineares)	Campo	-	-	-	-	-	-	-
Cheia fundo (preditores sem colineares)	Campo	5395	2	0.0007	1.00	0.399	0.769	0.651
Vazante superfície (completo)	Campo	6004	2	0.0032	0.98	0.325	0.838	0.67
Vazante superfície (preditores com colineares)	Campo	6017	2	0.0032	0.97	0.325	0.835	0.654
Vazante superfície (preditores sem colineares)	Campo	5978	2	0.003	0.98	0.337	0.835	0,671
Vazante fundo (completo)	Campo	6725	1	0.0035	1.00	0.184	0.832	0.763
Vazante fundo (preditores com colineares)	Campo	6695	1	0.0033	1.00	0.183	0.837	0.737
Vazante fundo (preditores sem colineares)	Campo	6695	1	0.0033	1.00	0.184	0.832	0.765

Tabela 3. Resultados dos modelos computados para a espécie *E. crassipes* no rio São Francisco, Brasil. Legendas: (*) Modelos com piores desempenhos; (**) Modelos com melhores desempenhos; (-) resultado igual ao modelo computado com preditores ambientais não colineares.

	Dados	Área (km ²)	Erros	Teste Binomial			AUC	
				P	Poder (0.05)	Threshold	Treino	Teste
Bioclim (completo)	Herbário/artigos	9013	2	0.283*	0.147	0.490	0.624	0.201
Bioclim (completo)	Campo	6115	2	0.009	0.900	0.222	0.824	0.758
Bioclim (preditores com colineares)	Campo	5827	2	0.019	0.980	0.222	0.815	0.773
Bioclim (preditores sem colineares)	Campo	5471	2	0.002	0.976	0.248	0.822	0.751
Compilado superfície (completo)	Campo	9200	2	0.499*	0.038	0.174	0.755	0.546
Cheia superfície (completo)	Campo	9725	1	0.424*	0.060	0.163	0.805	0.501
Cheia superfície (preditores com colineares)	Campo	9705	1	0.413*	0.060	0.166	0.805	0.501
Cheia superfície (preditores sem colineares)	Campo	9878	1	0.488*	0.040	0.186	0.767	0.537
Cheia fundo (completo)	Campo	9216	1	0.229	0.170	0.138	0.839	0.665
Cheia fundo (preditores com colineares)	Campo	9243	1	0.237	0.160	0.138	0.839	0.665
Cheia fundo (preditores sem colineares)	Campo	7859	1	0.040	0.746	0.214	0.826	0.666
Vazante superfície (completo)	Herbário/artigos	7297	3	0.483*	0.043	0.404	0.732	0.450
Vazante superfície (completo)	Campo	3653	3	< 0.0001**	0.996	0.229	0.886	0.641
Vazante superfície (preditores com colineares)	Campo	-	-	-	-	-	-	-
Vazante superfície (preditores sem colineares)	Campo	3604	2	< 0.0001**	1.000	0.229	0.886	0.641
Vazante fundo (completo)	Campo	4831	3	0.002	0.944	0.230	0.853	0.469
Vazante fundo (preditores com colineares)	Campo	5376	2	0.002	0.982	0.227	0.853	0.776
Vazante fundo (preditores sem colineares)	Campo	5289	2	0.002	0.986	0.239	0.853	0.776

Tabela 4. Variáveis preditoras e os respectivos percentuais (parênteses) de contribuição frente aos modelos computados para *E. densa* a partir da otimização dos registros de campo da espécie e variáveis ambientais (bioclimáticas e limnológicas), removendo-se ou não os preditores colineares. Legendas: (*) variável redundante na análise.

Modelos	<i>E. densa</i>
Bioclim (completo)	Bio16 (38.1), Bio4 (32.3), Bio12 (18.5), Bio13 (4.4), Bio3 (3.6), Bio11 (2.8), Bio18* (0.2)
Bioclim (preditores com colineares)	Bio16 (41.9), Bio4 (32), Bio12 (15.6), Bio13 (4.2), Bio11 (3.5), Bio3 (2.8)
Bioclim (preditores sem colineares)	Bio16 (70.6), Bio16 (14.9), Bio3 (14.4)
Cheia superfície (completo)	Turb (81.1), Cond (9.5), Feo (7.4), PT (2)
Cheia superfície (preditores com colineares)	Turb (80.8), Cond (10), Feo (7.6), PT (1.6)
Cheia superfície (preditores sem colineares)	Turb (80.8), Cond (10), Feo (7.6), PT (1.6)
Cheia fundo (completo)	Turb (98.4), pH* (0.7), PO3* (0.6), NH4* (0.4)
Cheia fundo (preditores com colineares)	Turb (100)
Cheia fundo (preditores sem colineares)	Turb (100)
Vazante superfície (completo)	Turb (56.9), Cond (13), PT (11.9), NO2 (11.5), NO3 (3.8), Trans (2.2), NH4(1.7)
Vazante superfície (preditores com colineares)	Turb (56.1), Cond (13.4), PT (12), NO2 (11.9), NO3 (3.9), Trans (1.8), NH4 (1)
Vazante superfície (preditores sem colineares)	Turb (59), PT (28.6), Trans (9.2), NO2 (2.3), NH4 (1)
Vazante fundo (completo)	Turb (33.8), Cond (19.9), NO2 (18.9), Feo (18), PO4 (8.9), pH* (0.4)
Vazante fundo (preditores com colineares)	Turb (36.1), Cond (19.6), NO2 (17.9), Feo (17.4), PO4 (9)
Vazante fundo (preditores sem colineares)	Turb (36.4), Feo (30), PO4 (12), NO2 (10.5)

Tabela 5. Variáveis preditoras e os respectivos percentuais (parênteses) de contribuição frente aos modelos computados para *E. crassipes* a partir da otimização dos registros de campo da espécie e variáveis ambientais (bioclimáticas e limnológicas), removendo-se ou não os preditores colineares. Legendas: (*) variável redundante na análise.

Modelos	<i>E. crassipes</i>
Bioclim (completo)	Bio4 (46.6), Bio16 (35.6), Bio13 (13.9), Bio11 (3.6), Bio8 *(0.2), Bio12* (0.1), Bio19* (0.1)
Bioclim (preditores com colineares)	Bio4 (46.4), Bio16 (44.3), Bio13 (5.6), Bio11 (3.7)
Bioclim (preditores sem colineares)	Bio4 (59.3), Bio13 (40.7)
Cheia superfície (completo)	NO3 (62.7), NH4 (15.5), Cond (9.3), Trans (3.5), PO4 (3.2), Turb (3), Oyg (2.9)
Cheia superfície (preditores com colineares)	NO3 (57.4), NH4 (20.7), Cond (11), Trans (3.7), PO4 (1.7), Turb (2), Oyg (3.5)
Cheia superfície (preditores sem colineares)	NO3 (60.9), NH4 (21.8), PO4 (14), Turb (3.2)
Cheia fundo (completo)	NH4 (43.6), NO3 (31.2), pH (9.4), Turb (7.2), PO4 (6.5), Cloro (2.1)
Cheia fundo (preditores com colineares)	NH4 (40), NO3 (34), pH (9.5), Turb (7.5), PO4 (6.9), Cloro (2.1)
Cheia fundo (preditores sem colineares)	NH4 (62), pH (16), Turb (12.6), PO4 (9.4)
Vazante superfície (completo)	NO2 (71.3), PT (14.6), Cloro (10.1), NH4 (4.1)
Vazante superfície (preditores com colineares)	NO2 (70.2), PT (15), Cloro (10.5), NH4 (4.3)
Vazante superfície (preditores sem colineares)	NO2 (70.2), PT (15), Cloro (10.5), NH4 (4.3)
Vazante fundo (completo)	NO2 (64.5), NH4 (23.7), Cloro (6.9), Cond (2.3), PT (1.5), Temp(1), Turb*(0.1)
Vazante fundo (preditores com colineares)	NH4 (60), NO2 (30), PT (4), Cloro (2.5), Cond (2.5), Temp (1)
Vazante fundo (preditores sem colineares)	NH4 (92.1), PT (3), Temp (2.6) NO3 (2.3)

2. CAPÍTULO

**PREDITORES AMBIENTAIS E ESTRUTURA ESPACIAL DA OCORRÊNCIA DA
MACRÓFITAS INVASORA *EGERIA DENSA* PLANCH EM AMBIENTES SEMI-
LÓTICOS DE UM RIO TROPICAL (SÃO FRANCISCO)**



Manuscrito a ser enviado ao periódico:

(conceito A2 CAPES 2014)

ARTIGO ORIGINAL

Quanto o espaço ou preditores ambientais podem explicar a ocorrência da macrófita invasora *Egeria densa* Planch em ambientes de baixa vazão de um rio represado?

Edson Gomes de Moura-Júnior^{1*}, Pedro V. Eisenlohr², William Severi³ Luciana Hiromi Yoshino Kamino⁴, José Pires de Lemos-Filho¹

¹Universidade Federal de Minas Gerais, Departamento de Biologia, Belo Horizonte, MG, Brasil.

²Universidade do Estado de Mato Grosso, Campus Universitário de Alta Floresta, Faculdade de Ciências Biológicas e Agrárias, Alta Floresta, MT, Brasil.

³Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de Engenharia de Pesca e Aquicultura, Recife, PE, Brasil.

⁴Instituto Prístino, Belo Horizonte, MG, Brasil.

* Autor para correspondência: jrbio10@hotmail.com, fone (55) 31 7512 - 4830.

Título resumido: Preditores ambientais e espaciais para macrófitas aquáticas

Agência Financiadora: Companhia Hidro Elétrica do São Francisco (CHESF)

Resumo

Até o presente estudo era inexistente a investigação do fator espaço (filtros espaciais) como variável explicativa da ocorrência de macrófitas aquáticas invasoras em ambientes de baixa vazão de reservatórios tropicais. Além de analisar se o fator espaço influenciou na ocorrência de *E. densa* em ambientes lênticos ou semi-lóticos de um rio tropical com vários barramentos, o presente estudo objetivou identificar os preditores ambientais (limnológicos ou bioclimáticos) desse padrão de ocorrência e particionar a explicação atribuída ao ambiente e/ou fator espaço nos modelos preditores. Entre 2006 e 2010, realizamos 12 expedições para coletar dados limnológicos e sobre a ocorrência da espécie em 68 pontos amostrais, sendo coletadas informações adicionais de 19 variáveis bioclimáticas do BioClim. Aplicamos seleções de modelos automáticos para identificar conjuntos de preditores ambientais e/ou filtros espaciais que explicassem a ocorrência da espécie nos ambientes de baixa vazão e análise de partição de variância para discriminar a explicação atribuída aos preditores ambientais e/ou espaciais nessa ocorrência. Os resultados confirmaram o ajuste de *E. densa* para ambientes lênticos e semi-lóticos do rio e a presença de estrutura espacial na variável resposta. Os modelos mais parcimoniosos indicaram a condutividade, fosfato inorgânico, fósforo total, transparência, turbidez e pH como os principais preditores ambientais da ocorrência de *E. densa* pelos ambientes lênticos e semi-lóticos do rio. O resultado da partição de variância evidenciou que a explicação do fator espaço na ocorrência *E. densa* em ambientes com baixa vazão do rio foi preponderante frente à explicação atribuída ao ambiente. Acreditamos que os barramentos físicos desses ecossistemas tornaram o espaço fator determinante da formação dos ambientes lênticos e semi-lóticos do rio e na limitação da dispersão dos espécimes de *E. densa*.

Palavras-chave: limnologia, MEMs, partição de variância, RDA, semi-lóticos.

Abstract

Until now, the use of the space factor (spatial filter) as an explanatory variable of the occurrence of invasive aquatic plants in tropical reservoirs with low water flow was non-existent. Herein we analyze if the space factor influences the occurrence of *E. densa* in lentic or semi-lentic environments of a tropical river with several barriers. Additionally, this study aimed to identify the environmental predictors (limnology or bioclimatic) of the patterns of occurrence, and partition the explanation attributed to the environment and/or

space factor on the prediction models. Between 2006 and 2010, we conducted 12 expeditions to collect limnologic and occurrence data of the species at 68 sampling points, besides 19 bioclimatic variables collected from BioClim. We applied automatic model selection to identify sets of environmental predictors and/or spatial filters that explain the occurrence of the species in environments with low water flow. Additionally, the analysis of variance partition was used to discriminate the explanation attributed to environmental predictors and/or space factors on the patterns of occurrence. The results confirmed the adjustment of *E. densa* for lentic and semi-lotic environments of the river and the presence of spatial structure in the response variable. The most parsimonious models indicated that conductivity, inorganic phosphate, total phosphorus, transparency, turbidity, and pH are the main environmental predictors for the occurrence of *E. densa* at lentic and semi-lotic environments of the river. The result of the variance partition showed that the explanation of the space factor in the occurrence of *E. densa* in environments with low water flow was dominant against the explanation attributed to the environment. We believe that the physical barriers in these ecosystems made the space factor determinant for the formation of lentic and semi-lotic environments of the river, and limited the dispersion of *E. densa*.

Key words: limnology, MEMs, variance partition, RDA, semi-lotic.

Introdução

Os rios que apresentam barramento são essencialmente caracterizados por um contínuo fluxo de água no sentido nascente-foz que propiciam a formação de três tipos de ambientes (lóticos, semi-lóticos e lênticos), com distintas estruturas físicas e químicas da água (Thornton 1990; Wetzel 2001; Esteves 2011; De lima e Severi 2014). O ambiente lótico desses ecossistemas é caracterizado por apresentar elevada vazão, transparência reduzida e baixa concentração de nutrientes fosfatados, nitrogenados, sais e bases, enquanto que o ambiente lêntico apresenta água com elevado tempo de residência, baixa turbidez e níveis elevados de compostos húmicos ou inorgânicos, sendo o ambiente semi-lótico ecótono entre os lóticos e lênticos (Thornton 1990; Wetzel 2001; Esteves 2011).

O gradiente entre ambientes lóticos, semi-lóticos e lênticos é reportado como estruturante da comunidade de macrófitas aquáticas em reservatórios de regiões subtropicais (Bini et al. 1999; Thomaz et al. 2003), o que indica respostas similares para reservatórios de regiões tropicais, como aqueles inseridos na região do semiárido brasileiro. A muito se sabe que as macrófitas aquáticas colonizam preferencialmente ambientes lênticos ou semi-lóticos devido, principalmente, a baixa vazão (Barendregt e Bio 2003; Coelho et al. 2005; Azza et al. 2006; Sousa et al. 2010) e, conseqüentemente, as especificidades limnológicas e sedimentológicas desses ambientes (Chambers e Kalff 1985; Rørslett 1991; Rolon e Maltchik 2006; Bottino et al. 2013).

Entretanto, ainda há muito para se discutir sobre o melhor conjunto de preditores ambientais dos processos ecológicos de cada espécie de macrófita aquática (Murphy et al. 2003; Bini et al. 2005). Dentro dessa abordagem, os estudos voltados à ocorrência ou produtividade de macrófitas invasoras têm sido priorizados, devido os danos ambientais e socioeconômicos causados pelo crescimento excessivo dessas plantas (Murphy e Pieterse 1990; Feijoó et al. 1996; Wingfield et al. 2006; Brundu 2015).

As variáveis limnológicas condutividade elétrica, turbidez, transparência e pH são citadas como preditores ambientais explicativos dos padrões de ocorrência de espécies de macrófitas invasoras (ex. *Egeria densa* Planch, *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle e *Egeria najas* Planch.) em reservatórios de região subtropical (Bini et al. 2005; Sousa et al. 2009). Embora os estudos mencionados apontem para os prováveis preditores ambientais da ocorrência dessas espécies, a falta de estudos desenvolvidos em ecossistemas tropicais pode subestimar os possíveis preditores ambientais de sua ocorrência.

Ainda que os estudos sobre preditores ambientais de macrófitas invasoras tenham apresentado um grande número de combinações de variáveis testadas é incomum verificarmos nesses estudos a inferência do fator espaço (filtros espaciais) como variável explicativa. Os trabalhos que particionam a explicação do espaço e/ou variáveis ambientais nos padrões macroecológicos de comunidades vegetais de regiões tropicais ou subtropicais avaliam, sobretudo, a estruturação de comunidades florestais do Cerrado ou Mata Atlântica, sendo as variáveis bioclimáticas o conjunto representante do ambiente (Gasper et al 2014; Rezende et al. 2014; Eisenlohr and Oliveira-Filho 2015; Neves et al 2015; Saiter et al 2015).

Dos poucos estudos que analisaram a explicação particionada frente aos processos ecológicos de macrófitas aquáticas, todos investigaram a influência de variáveis limnológicas e/ou do fator espaço frente aos processos de estruturação de comunidades em ecossistemas lacustres de regiões temperadas (Capers et al 2010, O'Hare et al. 2012). Dessa forma, pesquisas que avaliem a influência do fator espaço frente à ocorrência de determinada(s) espécie(s) de macrófita(s) aquática(s) em ambientes de baixa vazão em rios represados de regiões tropicais representam uma lacuna para o conhecimento ecológico dessas plantas.

Diante dessa lacuna propusemos um estudo investigativo sobre ocorrência da macrófita *E. densa* em um rio tropical (São Francisco), represado por vários barramentos dispostos em cascata. Inicialmente, testamos a hipótese de que a espécie alvo estaria mais bem ajustada a ambientes lênticos ou semi-lóticos do rio. A partir da confirmação da hipótese, realizamos testes de investigação ecológica para: (a) avaliar se o fator espaço foi capaz de explicar o ajuste da espécie para os ambientes lênticos ou semi-lóticos do rio; (b) identificar e hierarquizar a explicação de preditores ambientais bioclimáticos e limnológicos no ajuste da espécie para ambientes com baixa vazão, (c) particionar a explicação atribuída ao espaço e/ou preditores ambientais (bioclimáticos/limnológicos) nessa explicação.

Material e métodos

Descrição da área de estudo

A Bacia do rio São Francisco contempla uma área de 638.576 km² e abrange 521 municípios, pertencentes a seis estados brasileiros e parte do Distrito Federal (ANA 2015). Ao longo de seu comprimento de aproximadamente 2700 km, o rio São Francisco é

subdividido em quatro trechos: Alto, Sub-médio, Médio e Baixo (Araújo e Sá 2008), estabelecidos por critérios geopolíticos (ANA 2012). O trecho do alto rio São Francisco está localizado, em sua grande maioria, na região Centro-Oeste e Sudeste do Brasil em áreas de Cerrado, enquanto que os trechos médio, sub-médio e baixo do rio São Francisco estão inseridos, predominantemente, na região do semiárido (bioma Caatinga) do Nordeste brasileiro (ANA 2012).

O presente estudo foi desenvolvido em um trecho de 550 km de rio, o qual está inserido nas regiões do médio, sub-médio e baixo rio São Francisco, estando entre as coordenadas 43W 05' 47.5" / 11S 01' 52.0" (médio) e 37W 48' 03" / 9S 36' 53" (baixo) (Fig 1). Nesse trecho estão inseridas cinco Usinas Hidroelétricas (UHE) distribuídas em cascata: Sobradinho, Itaparica, Moxotó, Paulo Afonso e Xingó (ANA 2015). A UHE Sobradinho encontra no trecho médio, UHEs Itaparica e Moxotó no trecho sub-médio e UHEs Paulo Afonso e Xingó no trecho do baixo (Araújo e Sá 2008; De Lima e Severi 2014). O período de cheia nos trechos médio, sub-médio e baixo do rio São Francisco ocorre geralmente de setembro a março, com picos de vazão entre dezembro (trechos sub-médio e baixo) e março (trecho médio) (De Lima e Severi 2014).

Períodos e pontos amostrais

Realizamos 12 expedições amostrais na área de estudo, sendo seis dessas expedições realizadas no período de cheia e seis no período de vazante do rio. As expedições realizadas no médio São Francisco foram iniciadas em outubro de 2006 e finalizadas em julho de 2009, enquanto as expedições realizadas nos demais trechos do rio ocorreram entre dezembro de 2007 e setembro de 2010.

Estabelecemos 68 pontos amostrais distribuídos ao longo dos trechos médios, sub-médio e baixo do rio São Francisco (Fig 1). Os pontos amostrais foram georeferenciados com auxílio de GPS (*datum* WGS 84 e acurácia máxima de 5 metros). A classificação dos pontos amostrais por tipo de ambiente (lótico, lântico ou semi-lótico) foi realizada a partir da vazão nesses pontos: 0.1 – 1m s⁻¹ lótico; 0.001 – 0.01 m s⁻¹; 0.01 – 0.1 semi-lóticos (Thornton 1990). A variação mensal da vazão do rio impossibilitou a classificação exclusiva de pontos lânticos ou semi-lóticos. Assim, esses pontos foram inseridos em uma mesma categoria. Seguindo o critério supracitado, 45 pontos amostrais foram classificados como lóticos e 23 lóticos ou semi-lóticos (Figura 1).

Descrição da espécie e coleta de dados bióticos

A espécie *E. densa* é uma macrófita aquática nativa da América do Sul, mas pode ser encontrada também na Ásia e na África (Pott e Pott 2000); é amplamente distribuída em ecossistemas aquáticos tropicais, sendo comumente encontrada em rios e reservatórios, submergindo e fixa ao solo pelas raízes (Moura-Júnior et al. 2015); apresenta propagação vegetativa e uma alta taxa de produtividade primária (Feijoó et al. 1996), sendo por isso daninha ou invasora em ecossistemas aquáticos de vários países (Tanner et al. 1990; Feijoó et al. 1996; Bini et al. 2005).

Para cada expedição verificamos a presença ou ausência de *E. densa* pelos 68 pontos amostrais, sendo considerado presença apenas para pontos cujos espécimes estivessem fixos ao solo pelas raízes. Esse critério de validação dos registros de ocorrência visou eliminar o viés causado pela deriva de propágulos da planta, provenientes de regiões a montante. Os espécimes coletados passaram por técnicas usuais de herborização e foram, posteriormente, incorporados ao acervo biológico da Companhia Hidrelétrica do São Francisco (CHESF), o qual se encontra disponíveis na sede da instituição em Recife, Pernambuco, Brasil.

Coleta de dados abióticos

Para cada expedição coletamos informações das variáveis limnológicas Transparência (TRANS), Condutividade (COND), Temperatura (TEMP), Oxigênio dissolvido (OD), Turbidez (TUR), pH, Fósforo total (PT), Fosfato inorgânico (PO₄), Nitrato (NO₃), Nitrito (NO₂), Nitrogênio amoniacal (NA), Feofitina a (FEO) e Clorofila a (CLO). Tais variáveis são citadas como preditores ambientais em estudos com plantas aquáticas (Tundisi 1999; Bini et al. 1999, 2005; Heegaard et al. 2001; Murphy et al. 2003; Wingfield et al. 2006; Rolon e Maltchik 2006; Souza et al. 2009).

As variáveis limnológicas condutividade, oxigênio dissolvido, pH, temperatura, transparência e turbidez foram aferidas em campo, através de um aparelho multiparâmetros (marca YSI, modelo 556 MPS - *Multiprobe System*). As concentrações de pigmentos clorofila, feofitina, nitrato, nitrito, nitrogênio amoniacal, fosfato inorgânico e fósforo total foram obtidos em laboratório, seguindo protocolos metodológicos reconhecidos na literatura (Lorenzen 1967; Golterman et al. 1978; Mackareth et al. 1978; Valderrama 1981).

As aferições ou coletas das amostras de água foram realizadas na sub-superfície (0.25 cm) dos pontos amostrais. Para a realização das análises laboratoriais, coletamos amostras de água em duplicata, refrigeramos para evitar oxidação dos compostos nitrogenados e fosfatados e encaminhamos ao laboratório de Limnologia da Universidade Federal Rural de Pernambuco para análise.

Além disso, obtivemos, para cada ponto amostral, informações de 19 variáveis bioclimáticas (temperatura e precipitação) pertencentes ao banco de dados do WorldClim 7 (Hijmans et al. 2005): A extração das informações bioclimáticas do WorldClim7 foi realizada com o auxílio do *software* de Sistema de Informação Geográfica (SIG) ArcView 3.2.

Elaboração das matrizes de dados e teste de hipótese

Elaboramos quatro matrizes de dados: A - matriz biótica de presença e ausência (ocorrência) da espécie pelos pontos amostrais; B e C - matriz abiótica das variáveis limnológicas no período de cheia e vazante, respectivamente; D - matriz abiótica das 19 variáveis bioclimáticas. A matriz (A) foi baseada em informações das expedições dos períodos de cheia e vazante, devido à similaridade dos locais de ocorrência da espécie nos diferentes períodos hidrológicos.

A partir de uma análise de Escalonamento Multidimensional Não Métrico – NMDS (calculada com índice de Jaccard) da Matriz “A” analisamos a variação da ocorrência da espécie pelos diferentes tipos ambientes. Para testar a hipótese de que *E. densa* apresenta melhor ajuste morfofisiológico para ambientes lênticos e semi-lóticos em relação aos lóticos, extraímos os scores dos eixos da NMDS que apresentaram os maiores percentuais de explicação e os submetemos ao teste t de Student, sendo os tipos de ambientes nossos tratamentos. O eixo que apresentou variação entre os scores dos pontos lóticos em relação aos lênticos e semi-lóticos foi considerado a variável resposta do presente estudo. A análise de NMDS foi realizada no software Past 2.0 (Hammer et al. 2001) e o teste t no R (R Core Team 2013).

A espécie *E. densa* ocorreu em 12 pontos classificados como lênticos ou semi-lóticos e 6 lóticos, o que representa 52.17% e 13.33% do total de pontos classificados para os respectivos tipos de ambientes (Fig 2). Os eixos 1 e 2 da NMDS foram responsáveis pelo acúmulo de mais de 90% da explicação dos dados de ocorrência de *E. densa* pelos pontos amostrais, sendo o stress da análise menor que 1%. O teste t evidenciou variação

nas médias dos scores do eixo 1 da NMDS pelas as unidades amostrais classificadas como lóticicas e semi-lóticicas ($T = 13.72$ $p = 0.00043$), o que não ocorreu para as médias dos scores do eixo 2 ($T = 0.46$ $p = 0.32$).

Diante dos resultados apresentados, confirmamos a hipótese de que *E. densa* ajustou-se melhor a ambientes lênticos ou semi-lóticos e observamos que a variação da ocorrência da espécie pelos diferentes tipos de ambientes do rio São Francisco foi representado pelos scores do eixo 1 da NMDS (variável resposta).

Testes de investigação ecológica

Para avaliar a presença de estrutura espacial na variável resposta, submetemos os scores extraídos do eixo 1 da NMDS ao teste de autocorrelação, sendo os resultados desses testes visualizados através de correlogramas para 11 classes de distância. Testamos a autocorrelação espacial entre as classes de distância com base nos valores de p gerados a partir de 999 permutações e a significância do correlograma foi determinada após a aplicação da correção sequencial de Bonferroni (Fortin e Dale 2005). Realizamos as análises de autocorrelação no software SAM 4.0 (Rangel et al. 2006).

Caso constatado estrutura espacial na variável resposta, geramos filtros espaciais (variáveis que representaram o fator espaço) utilizando o método *Moran Eigenvector Maps* (MEMs Dray et al. 2006) a partir de uma matriz de conectividade (Borcard et al. 2011), sendo esse procedimento realizado no software R com o pacote 'Spacemaker' (R Core Team 2013).

Posteriormente, selecionamos o conjunto de preditores ambientais (limnológicos e/ou bioclimáticos) e filtros espaciais explicativos desse padrão de ocorrência. Inicialmente, identificamos as variáveis ambientais redundantes e as excluímos da seleção progressiva de modelos. Para identificar as variáveis redundantes utilizamos três Análises de Componentes Principais (PCAs) independentes para as matrizes B, C e D, sendo extraídos os scores dos eixos significativos de cada análise (*sensu* Diwold et al. 2010). A escolha de três PCA's independentes eliminou o erro estatístico I previsto por Eisenhór (2014). O número de eixos significativos das PCAs foi obtido através do teste de Monte-Carlo (Manly 1997), realizado no software Pc-Ord 6.0 (McCune e Mefford 2011). As análises de PCAs foram realizadas no software Past 2.0 (Hammer et al. 2001).

A seleção do conjunto de filtros espaciais ou variáveis ambientais explicativas da variável resposta foi realizada através de Análises de Redundância Canônica (RDA),

utilizando-se os filtros espaciais (MEMs) ou scores extraídos dos eixos significativos das PCAs (EnvPreds). Os EnvPreds representaram os conjuntos de variáveis ambientais (bioclimáticas ou limnológicas) correlacionadas com os eixos significativos de cada PCA, excluindo-se o efeito da colinearidade entre as variáveis (mais detalhes da análise em Diwold et al. 2010).

Foram realizadas duas seleções progressivas de modelos para identificar os EnvPreds explicativos da ocorrência de *E. densa* nos períodos de cheia ou vazante do rio. As seleções progressivas de modelos seguiram o método de Blanchet et al. (2008), utilizando-se para tanto o pacote ‘packfor’ do software R (R Core Team 2013). Realizamos modelos com coeficiente padronizado para hierarquizar a contribuição das variáveis ambientais (bioclimáticas ou limnológicas) pertencentes ao(s) conjunto(s) EnvPred(s) selecionado(s) nos modelos progressivos (ver Rezende et al. 2015). Para o presente estudo, consideramos relevantes as variáveis ambientais responsáveis por no mínimo 1% da variação dos dados da variável resposta. Os modelos foram realizados no software R (R Core Team 2013).

Paralelamente, realizamos o teste t de Student para averiguar variância entre as médias das variáveis ambientais do(s) EnvPred(s) explicativo(s) pelos pontos classificados como lóticos e semi-lóticos. Diante da presença de estrutura espacial para todos os preditores ambientais explicativos, utilizamos as MEMs como co-variáveis nos testes t de Student. Os testes t foram realizados no software Estatística 12.0 (Hill e Lewicki 2007).

Por fim, realizamos análises de partição de variância para discriminar a explicação atribuída aos conjuntos de preditores ambientais e/ou filtros espaciais frente a variável resposta, nos diferentes períodos no regime hidrológico. A partição de variância foi realizada no software R (R Core Team 2013), utilizando os pacotes ‘varpart’ e ‘vegan’.

Os modelos globais foram computados utilizando o método dos mínimos quadrados ordinários (*Ordinary Least-Squares* – OLS). Além disso, foram computados modelos locais de regressão geograficamente ponderada (*Geographically Weighted Regression* – GWR) para cada variável resposta, a fim de testar a presença de estacionariedade nos dados. A estacionariedade é indicada quando o modelo global (OLS) apresenta um desempenho (critério akaike - AIC, R^2 ajustado, F e p) superior ao registrado para o modelo local (GWR) sem a adição de filtros espaciais (Fotheringham et al. 2002). Realizamos ANOVA para avaliar o incremento do GWR sobre o OLS na redução da soma de quadrados dos resíduos. Os modelos GWR, computados utilizando-se função de Gauss

e largura de banda fixa (Fotheringham et al. 2002), e a ANOVA foram conduzidos no software SAM 4.0 (Rangel et al. 2010).

Resultados

Colinearidade das variáveis ambientais

Os resultados dos testes de Monte Carlo constataram dois eixos significativos para a PCA analisada a partir da matriz B (eixo 1 – Autovalor = 2.08 $p < 0.001$ / eixo 2 – Autovalor = 1.85 $p < 0.001$) e três eixos significativos para as PCAs computadas das matrizes C (*eixo 1* – Autovalor = 1.81 $p < 0.001$ / *eixo 2* – Autovalor = 1.58 $p < 0.001$ / *eixo 3* – Autovalor = 1.41 $p < 0.001$) e D (*eixo 1* – Autovalor = 1.81 $p < 0.001$ / *eixo 2* – Autovalor = 1.57 $p < 0.001$ / *eixo 3* – Autovalor = 1.41 $p < 0.001$). Dessa forma, foram estabelecidos oito possíveis conjuntos de preditores ambientais (EnvPreds) explicativos da variável resposta, sendo dois conjuntos formados por variáveis bioclimáticas (EnvPred 1, EnvPred 2), três por variáveis limnológicas com dados do período de cheia (EnvPred 3, EnvPred 4, EnvPred 5) e três de variáveis limnológicas com dados de vazante (EnvPred 6, EnvPred 7 e EnvPred 8).

As variáveis bioclimáticas correlacionadas com o eixo 1 da PCA (EnvPred 1) foram Bio2, Bio3, Bio4, Bio7, Bio8, Bio13, Bio14, Bio15, Bio16, Bio17 e Bio19, enquanto que as variáveis Bio1, Bio5, Bio9, Bio10, Bio11, Bio12 se correlacionaram com o eixo 2 (EnvPred 2) da PCA (Fig 5). As variáveis Bio6 e Bio18 não apresentaram correlação com os eixos significativos dessa PCA e, por isso, foram consideradas redundantes e/ou colineares frente às demais (Fig 5).

Para a PCA gerada com as variáveis limnológicas aferidas no período de cheia, constataram-se correlações entre NO₂, pH, PT, TRANS e TUR com o eixo 1 (EnvPred 3), COND e TEM com o eixo 2 (EnvPred 4) e OD com o eixo 3 (EnvPred 5). As variáveis CLO, FEO, NA e NO₃ e PO₄ não se correlacionaram com os eixos significativos dessa PCA e, portanto, foram consideradas redundantes e/ou colineares em relação às demais (Fig 5). Em relação à PCA computada com os dados limnológicos do período de vazante observou-se que as variáveis COND, OD, PO₄ e PT apresentaram correlação com o eixo 1 (EnvPred 6), NO₃, pH, TUR e TRANS com o eixo 2 (EnvPred 7) e FEO com o eixo 3 (EnvPred 8), sendo CLO, NA, NO₂ e TEM as variáveis redundantes e/ou colineares desse conjunto de dados (Fig 5).

Seleção das MEM's e preditores ambientais pela seleção de modelos automáticos

A seleção de modelos estabeleceu um conjunto de dez filtros espaciais correlacionados com a variável resposta: MEM 51 ($F = 8.49$ $p = 0.004$ $R^2 = 0.11$); MEM 1 ($F = 8.91$ $p = 0.004$ $R^2 = 0.10$); MEM 11 ($F = 4.84$ $p = 0.037$ $R^2 = 0.05$); MEM 29 ($F = 4.98$ $p = 0.041$ $R^2 = 0.05$); MEM 31 ($F = 5.17$ $p = 0.028$ $R^2 = 0.05$); MEM 25 ($F = 4.67$ $p = 0.045$ $R^2 = 0.04$); MEM 20 ($F = 4.78$ $p = 0.032$ $R^2 = 0.04$); MEM 50 ($F = 4.80$ $p = 0.029$ $R^2 = 0.04$); MEM 43 ($F = 4.47$ $p = 0.042$ $R^2 = 0.03$); MEM 13 ($F = 4.76$ $p = 0.036$ $R^2 = 0.03$).

Não foram apontados conjuntos de preditores bioclimáticos explicativos dos modelos da ocorrência de *E. densa* no rio São Francisco, independentemente do período hidrológico analisado. Para o período de cheia, o modelo mais parcimonioso indicou como preditor explicativo da variável resposta os conjuntos PredEnv 3 ($F = 7.41$ $p = 0.010$) e PredEnv 4 ($F = 3.97$ $p = 0.044$), enquanto que no período de vazante apenas o conjunto PredEnv 6 ($F = 5.43$ $p = 0.016$) foi apontados como preditor explicativos da variável resposta.

O modelo computado com coeficiente padronizado dos dados limnológicos do período de cheia apontou os preditores PT, TUR, COND, TRANS e pH como os mais explicativos na variação dos dados da variável resposta, enquanto aquele computado com os dados do período de vazante indicou os preditores PT e COND como mais explicativos (Tabela 2).

O resultado do teste t de Student (utilizando MEMs como co-variáveis) computado com os dados do período de cheia registrou elevados valores de COND e pH para os pontos amostrais classificados como semi-lóticos quando comparado aos valores aferidos nos pontos lóticos. Os valores de PT, TUR e TRANS aferidos nos pontos classificados como semi-lóticos no período de cheia foram inferiores àqueles obtidos para os pontos lóticos (Tabela 3). Para o período de vazante, COND foi maior nos pontos classificados como semi-lóticos e PT maior nos pontos lóticos (Tabela 3).

Partição de variância

A explicação do fator espacial (> 40%) frente a variável resposta foi superior àquela atribuída ao conjunto de preditores ambientais (< 10%), para os modelos computados com dados dos distintos períodos hidrológicos (Fig 4). A explicação atribuída aos resíduos da análise (variáveis não avaliadas) também foi superior àquela registrada para os preditores ambientais, independentemente do modelo computado (Fig 4).

Análise de estacionariedade

Todos os modelos globais (OLS) computados apresentaram maior desempenho quando comparados aos modelos locais (GWR) (Tabela 3). Os modelos globais foram eficientes em capturar as variações nos coeficientes de regressão, evidenciando estacionariedade dos dados. Os testes ANOVA não evidenciaram incremento dos modelos GWR sobre os OLS ($F < 1 / p > 0.05$) na redução da soma de quadrados dos resíduos.

Discussão

A caracterização limnológica dos pontos de maior ocorrência de *E. densa* no rio São Francisco converge com o arcabouço teórico da limnologia e ecologia vegetal. Nos ecossistemas aquáticos represados, os ambientes lênticos ou semi-lóticos localizam-se próximo aos barramentos, onde geralmente se acumulam grandes volumes de água provenientes de regiões lóticicas a montante, que transloucam micronutrientes essenciais ao processo fotossintético de macrófitas aquáticas e do fitoplâncton (Thornton et al. 1990, Tundisi 1999). Como consequência, esses ambientes apresentam elevada condutividade elétrica e pH oscilando de ácido a alcalino dependendo da fonte de íons (Wetzel 2001).

A relação funcional entre condutividade elétrica, turbidez e transparência é considerada explicativa da ocorrência de macrófitas aquáticas submersas em reservatórios regiões subtropicais (Sousa et al. 2009). Ambientes lênticos apresentam acúmulo de matéria orgânica rica em substâncias húmicas, as quais coagulam na presença de íons adsorventes e afundam no sedimento (Wetzel 2001). Essas características levam a redução da quantidade de partículas em suspensão na água e, por sua vez, ampliam os processos fotossintéticos e de germinação de macrófitas submersas (Sousa et al. 2009). A seleção da turbidez, transparência e condutividade como variáveis ambientais explicativas da ocorrência de *E. densa* no rio São Francisco corrobora com os resultados de Sousa et al. (2009) e, portanto, evidencia um possível padrão da combinação de tais variáveis como preditores da ocorrência da espécie em ambientes de baixa vazão.

A vazão em níveis intermediários estimula o processo de absorção do fosfato inorgânico pelas raízes das macrófitas aquáticas flutuantes, bem como, a assimilação pelas folhas pelas macrófitas submersas (Wetzel 2001; Esteves 2011). Dessa forma, os baixos valores de fósforo total nos pontos amostrais classificados como lênticos e semi-lóticos na

área de estudo podem ser explicados pela absorção e/ou assimilação do fosfato inorgânico de *E. densa*, frequentes nesses pontos.

Os estudos que realizam análises de partição de variância para estabelecer o percentual de explicação dos fatores responsáveis pelos processos estruturais da comunidade de macrófitas aquáticas têm apontado as variáveis ambientais como preponderantes na explicação nos modelos computados, quando comparada a explicação do espaço (Capers et al 2010, O'Hare et al. 2012). Dessa forma, esperávamos que a explicação atribuída aos preditores ambientais frente a variável resposta pudessem ser maiores quando comparado ao fator espacial, o que não ocorreu.

Alguns estudos apontam que a variação da ocorrência da espécie com o aumento da distância geográfica é um padrão comum e relevante na ecologia de populações ou comunidades, sendo muitas vezes explicado pela limitação da dispersão das espécies (Soininen et al. 2007; Diniz-Filho et al. 2012). Diante das várias UHEs do rio São Francisco e do sentido unilateral no seu fluxo d'água (nascente – foz) podemos inferir que os represamentos da água se configuram como barreiras físicas limitantes na dispersão dos indivíduos de *E. densa* na área de estudo. Esses represamentos propiciam ainda a formação dos ambientes lânticos ou semi-lóticos do rio, mais ajustados à sobrevivência das populações de *E. densa*. Nessa perspectiva, o fator espacial tornou-se preponderante na explicação da ocorrência de *E. densa* nos ambientes lóticos e semi-lóticos do rio. Baseados nesses resultados, acreditamos que ecossistemas com o mesmo perfil de represamento do rio São Francisco possam apresentar resultados similares para a explicação do espaço frente à ocorrência de macrófitas submersas.

Outra explicação para a dispersão das espécies em metacomunidades pode ser atribuída a processos estocásticos, relacionados à teoria neutra (Diniz-Filho et al. 2012). Segundo a teoria neutra de Hubbell (2001) a capacidade de sucesso reprodutivo é igual para todas as espécies de uma comunidade (princípio da equivalência ecológica), devido essas utilizarem de uma quantidade igual de recursos disponíveis. Assim, a ocorrência de uma determinada espécie em uma dada localidade ou ambiente (ex. *E. densa* nos ambientes lânticos e semi-lóticos do rio São Francisco) seria então determinada por um processo de “Random Walk”, isto é, pela migração por passeios aleatórios dos indivíduos dessa população.

Os resultados de estacionariedade evidenciaram que a provável explicação da estrutura espacial na ocorrência de *E. densa* no rio São Francisco deve ser atribuída a

limitação da dispersão dos espécimes. Os resultados dos modelos globais e locais evidenciam que a explicação dos filtros espaciais e/ou dos conjuntos de preditores ambientais frente a variável resposta foi homogênea em direção e sentido (estacionária), não sendo proveniente de processos locais, que estariam relacionados ao “Random Walk”.

Áreas de estudo com acentuado gradiente latitudinal apresentam sistemas bioclimáticos heterogêneos e elevada produtividade, o que influencia drasticamente na distribuição geográfica de espécies vegetais, enquanto que regiões com discretos gradientes latitudinais apresentam condições bioclimáticas e, conseqüentemente, fitofisionômicas homogêneas (Briggs 1995; Buzas et al. 2002.; Cox e Moore 2010). Em contrapartida, os estudos limnológicos têm apontado que as características abióticas da água podem apresentar variações marcantes entre ambientes e/ou ecossistemas inseridos em uma mesma faixa latitudinal, influenciando de forma efetiva a ocorrência das espécies (Barendregt e Bio 2003; Moura-Júnior et al. 2015).

Levando-se em consideração que a variação latitudinal da área de estudo foi menor que 2° ao Sul podemos sugerir a bioclimatologia da região foi equitativa e, portanto não variou entre os pontos classificados como lóticos, lênticos ou semi-lóticos do rio São Francisco. Diante da equitatividade bioclimática da área de estudo, o ajuste de *E. densa* pelos ambientes lênticos e semi-lóticos do rio não poderia ser explicado por variáveis relacionadas a precipitação e temperatura atmosférica, fato confirmado pelos resultados da RDA.

A explicação atribuída aos resíduos da partição de variância pode estar atrelada a variáveis ambientais não avaliadas no estudo, sobretudo as hidrológicas. A vazão e o tempo de residência da água são exemplos de variáveis hidrológicas que poderiam ampliar a explicação atribuída ao ambiente nos modelos computados. Estudos mostram que ambientes com elevada vazão e baixo tempo de residência da água, característico de ambientes lóticos, podem influenciar negativamente a germinação de sementes e/ou a produtividade primária de determinadas espécies de macrófitas aquáticas (Bonis et al. 1995; Casanova e Brock 2000; Nicol et al. 2003; Capon e Brock 2006). Variáveis abióticas relacionadas ao sedimento também são citadas como preditores ambientais em estudos com macrófitas submersas (Barko et al. 1991; Bini et al. 1999; Clarke 2002; Jones et al. 2012) e, portanto, também poderiam ampliar o percentual de explicação atribuída ao ambiente nas análises de partição.

Conclusão

Acreditamos que o fator espaço possa exercer relevante influência na ocorrência de macrófitas aquáticas submersas em ecossistemas que apresentam represamento em cascata, sendo a limitação da dispersão dessas plantas influenciadas principalmente pelas barreiras físicas desses ecossistemas. Essa constatação ratifica a necessidade da inferência do fator espacial na modelagem ecológica de macrófitas aquáticas. Acreditamos que a absorção e assimilação de fosfato inorgânico e, conseqüentemente, a concentração total de fósforo exercem grande influência na ocorrência de macrófitas aquáticas submersas como *E. densa* em ambientes lênticos e semi-lóticos, o que ainda não havia sido apontado nos estudos sobre preditores ambientais da ocorrência de macrófitas aquáticas de hábito submerso, desenvolvidos em reservatórios de regiões subtropicais (Bini et al. 2005; Souza et al. 2009). A condutividade elétrica da água e/ou pH também parecem predizer com certo grau de exatidão o ajuste de macrófitas submersas para ambientes com baixa vazão, sobretudo quando os modelos preditores consideram as variáveis transparência e turbidez, o que já havia sido reportada para ecossistemas de regiões subtropicais (Bini et al. 2005; Souza et al. 2009). Regiões com pequenas variações latitudinais apresentam pequenas oscilações bioclimáticas (pluviosidade e temperatura), as quais parecem não influenciar na ocorrência e/ou distribuição de *E. densa*, o que pode futuramente representar um padrão para outras espécies de macrófitas aquáticas submersas. Vale ressaltar que a indefinição dos preditores bioclimáticos na nossa seleção de modelos representa um contrassenso aos estudos com plantas terrestres, que apontam essas variáveis como sendo bons preditores. Entretanto, grande parte desses estudos foi desenvolvido em escala regional, ou seja, maior que a nossa escala de observação. Acreditamos que o reconhecimento dos preditores ambientais e da relevância do fator espacial nos padrões de ocorrência de macrófitas invasoras como *E. densa* poderão futuramente auxiliar o manejo dessas populações. Vale ressaltar que esse estudo é pioneiro na investigação da partição explicada por preditores ambientais ou fator espaço perante a ocorrência macrófitas aquáticas.

Agradecimentos

Os autores agradecem à Companhia Hidro Elétrica do São Francisco (UNIVASF) pelo financiamento do estudo e a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) pela concessão da bolsa de doutorado ao 1º autor do artigo.

Referências

ANA – Agência Nacional de Águas (Brasil), 2012. Panorama da qualidade das águas superficiais do Brasil 2012. ANA, Brasília.

ANA – Agência Nacional de Águas (Brasil), 2015. Rede hidrográfica do São Francisco, (<http://www2.ana.gov.br/Paginas/portais/bacias/SaoFrancisco.aspx>). Acesso em 20/04/2015.

Araújo, J.S., Sá M.F.P., 2008. Sustentabilidade da piscicultura no baixo São Francisco alagoano: condicionantes socioeconômicos. *Ambient. soc.* 11, 405-424.

Azza, N., Denny P., Van-De-Koppel J., Kansime F., 2006. Floating mats: their occurrence and influence on shoreline distribution of emergent vegetation. *Freshwater Biol.* 51, 1286-1297. doi:10.1111/j.1365-2427.2006.01565.x

Barendregt, A., Bio A.M.F., 2003. Relevant variables to predict macrophyte communities in running waters. *Ecol. Model.* 160, 205-217. doi:10.1016/S0304-3800(02)00254-5

Barko, J.W., Gunnison D., Carpenter S.R., 1991. Sediment interactions with submersed macrophyte growth and community dynamics. *Aquat. Bot.* 41: 41–65.

Bini, M., Thomaz S.M., Murphy K.J. Camargo A.F.M., 1999. Aquatic macrophyte distribution in relation to water and sediment conditions in the Itaipu Reservoir, Brazil. *Hydrobiologia* 415, 147–154.

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. doi:10.1016/j.aquabot.2005.06.010

Blanchet, F.G., Legendre P., Borcard D., 2008. Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89, 2623-2632. doi/abs/10.1890/07-0986.1

Bonis A., Lepart J., Grillas P., 1995. Seed bank dynamics and coexistence of annual macrophytes in a temporary and variable habitat. *Oikos* 74, 81-92.

Borcard, D., Gillet F., Legendre P., 2011. Numerical ecology with R. Springer, New York.

- Bottino, F., Calijuri M.C., Murphy K.J., 2013. Temporal and spatial variation of limnological variables and biomass of different macrophyte species in a Neotropical reservoir (São Paulo – Brazil). *Acta Limnol. Bras.* 25, 387-397.
- Briggs, J.C., 1995. *Global Biogeography*. Elsevier Science, Amsterdam.
- Brundu, G., 2015. Plant invaders in European and Mediterranean inland waters: profiles, distribution, and threats. *Hydrobiologia* 746, 61-79. doi:10.1007/s10750-014-1910-9
- Buzas, M.A., Collins L.S., Culver S.J., 2002. Latitudinal difference in biodiversity caused by higher tropical rate of increase. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99, 7841-7843. doi:10.1073/pnas.122241499
- Capers, R.S., Selsky R., Bugbee G.J., 2010. The relative importance of local conditions and regional processes in structuring aquatic plant communities. *Freshwater Biol.* 55, 952-966. doi:10.1111/j.1365-2427.2009.02328.x
- Capon, S.J., Brock M.A., 2006. Flooding, soil seed bank dynamics and vegetation resilience of a hydrologically variable desert floodplain. *Freshwater Biol.* 51, 206-223. doi:10.1111/j.1365-2427.2005.01484.x
- Casanova, M.T., Brock M.A., 2000. How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? *Plant Ecol.* 147, 237-250.
- Chambers, P.A., Kalff J., 1985. Depth Distribution and Biomass of Submersed Aquatic Macrophyte Communities in Relation to Secchi. *J. Fish. Aquat. Sci.* 42, 701-716.
- Clarke S.J., 2002. Vegetation growth in rivers: influences upon sediment and nutrient dynamics. *Prog. Phys. Geog.* 26, 159-172.
- Coelho, F.F., Lopes F.S., Sperber C.F., 2005. Persistence strategy of *Salvinia auriculata* Aublet in temporary ponds of Southern Pantanal, Brazil. *Aquat. Bot.* 81, 343-352. doi:10.1016/j.aquabot.2005.02.001
- Cox, C.B., Moore P.D., 2010. *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*. 8 ed. Blackwell, Oxford.

De Lima, A.E., Severi W., 2014. Estado trófico na cascata de reservatórios de um rio no semiárido brasileiro. *Rev. Bras. Ciênc. Agrar.* 9, 124-133. doi:10.5039/agraria.v9i1a2603

Diniz-Filho, J.A.F., Siqueira T., Padiá A.A., Rangel T.F., Landeiro V.L., Bini L.M., 2012. Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. *Oikos* 121(2), 201-210. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19563.x

Dray, S., Legendre P., Peres-Neto P., 2006. Spatial modeling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbor matrices (PCNM). *Ecol. Model.* 196, 483-493. doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.02.015

Eisenlohr, P.V. and Oliveira-Filho A.T., 2015 Revisiting Patterns of Tree Species Composition and their Driving Forces in the Atlantic Forests of Southeastern Brazil. *Biotropica* 47(6), 689-701. doi/10.1111/btp.12254

Eisenlohr, P.V., 2014. Persisting challenges in multiple models: a note on commonly unnoticed issues regarding collinearity and spatial structure of ecological data. *Braz. J. Bot.* 37, 365-371. Doi: 10.1111/btp.12254

Esteves, F. A., 2011. *Fundamentos da Limnologia*. 3 Ed. Editora Interciência. Rio de Janeiro.

Feijoó, C.S., Momo F.R., Bonetto C.A., Tur N.M., 1996. Factors influencing biomass and nutrient content of the submersed macrophyte *Egeria densa* Planch. in a pampasic stream. *Hydrobiologia* 341(1), 21-26. doi:10.1007/BF00012299

Fortin, M.J., Dale M.R.T., 2005. *Spatial analysis. A guide for ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge.

Fotheringham, A.S., Brunson C., Charlton M., 2002. *Geographically weighted regression: the analysis of spatially varying relationships*. Wiley, Chichester.

Gasper, A.L., Eisenlohr P.V., Salino A., 2013. Climate-related variables and geographic distance affect fern species composition across a vegetation gradient in a shrinking hotspot. *Plant. Ecol. Divers.* doi:10.1080/17550874.2013.843604

- Granéli, W., Solander D., 1988. Influence of aquatic macrophytes on phosphorus cycling in lakes. *Hydrobiologia* 170(1), 245-266.
- Golterman, H.L., Clymo R.S., Ohnstad M.A.M., 1978. Methods for physical and chemical analysis of freshwater. BlackwellScientific Publications, Oxford.
- Hammer, Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D., 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* 4, 1-9.
- Heegaard, E., Birks H.H., Gibson C.E., Smith S.J., Wolfe-Murphy S., 2001. Species–environmental relationships of aquatic macrophytes in Northern Ireland. *Aquat. Bot.* 70, 175-223. doi:10.1016/S0304-3770(01)00161-9
- Hijmans, R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 25, 1965-1978. doi: 10.1002/joc.1276
- Hill, T., Lewicki P., 2007. STATISTICS: Methods and Applications. StatSoft, Tulsa.
- Hubbell, S.P., 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Jones, J.I., Collins A.L., Naden P.S., Sear D.A., 2012. The relationship between fine sediment and macrophytes in rivers. *River Res. Appl.* 28(7), 1006-1018. doi: 10.1002/rra.1486
- Legendre, P., Legendre L., 2012. Numerical ecology, 3ed. Elsevier, Amsterdam.
- Lorenzen, C.J., 1967. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.* 12, 343-346.
- Mackereth, J.F.H., Heron J., Talling J.F., 1978. Water analysis: some revised methods for limnologists. *Freshwater Biol. Ass.* 36, 1-121.
- Moura-Júnior, E.G., Abreu M.C., Severi W., Lira G.A.S.T., 2011. O gradiente rio-barragem do reservatório de Sobradinho afeta a composição florística, riqueza e formas biológicas das macrófitas aquáticas? *Rodriguésia* 62, 731-742.

- Moura-Júnior, E.G., Paiva R.M.S., Ferreira A.C., Pacopahyba L.D., Tavares A.S., Ferreira F.A., Pott A., 2015. Updated checklist of aquatic macrophytes from Northern Brazil. *Acta Amaz.* 45, 111-132. doi:10.1590/1809-4392201402662
- Murphy, K.J., Pieterse A.H., 1990. Present status and prospects of integrated control of aquatic weeds. In: Pieterse, A.H., Murphy K.J. (eds), *The Ecology and Management of Nuisance Aquatic Vegetation*. Oxford Publications, New York, pp. 222-227.
- Murphy, K.J., Dickinson G., Thomaz S.M., Bini L.M., Dick K., Greaves K., Kennedy M.P., Livingstone S., McFerran H., Milne J.M., Oldroyd J., Wingfield R.A., 2003. Aquatic plant communities and predictors of diversity in a sub-tropical river floodplain: the upper Rio Paraná, Brazil. *Aquat. Bot.* 77, 257-276. doi:10.1016/S0304-3770(03)00108-6
- Neves, D.M., Dexter K.G., Pennington, R.T., Bueno, M.L., Oliveira-Filho, A.T. 2015. Environmental and historical controls of floristic composition across the South American Dry Diagonal. *J. Biogeogr.* 42, 1566-1576. doi: 10.1111/jbi.12529
- Nicol J.M., Ganf G.G., Pelton G.A. 2003. Seed banks of a southern Australian wetland: the influence of water regime on the final floristic composition. *Plant Ecol.* 168, 191-205.
- O'Hare, M.T., Gunn I.D.M., Chapman D.S., Dudley B.J., Purse B.V., 2012. Impacts of space, local environment and habitat connectivity on macrophyte communities in conservation lakes. *Diversity Distrib.* 18, 603-614. doi: 10.1111/j.1472-4642.2011.00860.x
- Quinn, G.P., Keough M.J., 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pott, V.J., Pott A., 2000. *Plantas aquáticas do Pantanal*. Embrapa: Comunicação, Brasília.
- R Core Team, 2013. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna (ISBN 3-900051-07-0), URL <http://www.R-project.org/>.
- Rangel, T.F., Diniz-Filho J.A.F., Bini L.M., 2010. SAM: a comprehensive application for spatial analysis in macroecology. *Ecography* 33, 46-50. doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.06299.x

- Rezende, V.L., Eisenlohr P.V., Vibrans A.C., Oliveira-Filho A.T., 2015. Humidity, low temperature extremes, and space influence floristic variation across an insightful gradient in the Subtropical Atlantic Forest. *Plant. Ecol.* 6, 759-774. doi:10.1007/s11258-015-0465-9
- Rolon, A.S., Maltchik L., 2006. Environmental factors as predictors of aquatic macrophyte richness and composition in wetlands of southern Brazil. *Hydrobiologia* 556, 221-231. doi 10.1007/s10750-005-1364-1
- Rørslett B., 1991. Principal determinants of aquatic macrophytes richness in northern European lakes. *Aquat. Bot.* 39, 173-193.
- Saiter, F.Z., Eisenlohr P.V., Barbosa M.R.V., Thomas W.W., Oliveira-Filho A.T., 2015. From evergreen to deciduous tropical forests: how energy–water balance, temperature, and space influence the tree species composition in a high diversity region. *Plant. Ecol. Divers.* doi: 10.1080/17550874.2015.1075623
- Soininen, J. et al., 2007. The distance decay of similarity in ecological communities. – *Ecography* 30, 3-12. doi: 10.1111/j.2006.0906-7590.04817.x
- Sousa, W., Attayde J.L., Rocha E.S., Eskinazi-Sant’Anna, E.M., 2008. The response of zooplankton assemblages to variations in the water quality of four man-made lakes in semi-arid northeastern Brazil. *J. Plankton Res.* 30(6), 699–708. doi:10.1093/plankt/fbn032
- 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. doi:10.1007/s10750-009-9828-3
- 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. doi:10.1016/j.aquabot.2009.10.002
- Tanner, C.C., Clayton J.S., Coffey B.T., 1990. Submerged-vegetation changes in Lake Rotoroa (Hamilton, New Zealand) related to herbicide treatment and invasion by *Egeria densa*. *New. Zeal. J. Mar. Fresh.* 24(1), 45-57. doi:10.1080/00288330.1990.9516401

- Thomaz, S.M., Souza D.C., Bini L.M., 2003. Species richness and beta diversity of aquatic macrophytes in a large subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil): the influence of limnology and morphometry. *Hydrobiologia*, 505, 119–128.
- Thornton, K.W., Kimmel B.L., Payne F.E., 1990. *Reservoir limnology: Ecological perspectives*. John Wiley and Sons, Inc., New Jersey.
- Tundisi, J.G., 1999. Reservatórios como sistemas complexos: Teoria, aplicações e perspectivas para usos múltiplos. In: Henry, R. (Ed.), *Ecologia de reservatórios: estrutura, funções e aspectos sociais*. Fundbio, Botucatu, pp. 19-38.
- Valderrama, J. C., 1981. The simultaneous analysis of total nitrogen and total phosphorus in natural waters. *Mar. Chem.* 10(2), 109-122.
- Wetzel, R.G., 2001. *Limnology*. 3° ed. W.B. Sandres, Philadelphia.
- Wingfield, R., Murphy K.J., Gaywood M., 2006. Assessing and predicting the success of *Najas flexilis* (Willd.) Rostk. & Schmidt, a rare European aquatic macrophyte in relation to lake environmental conditions. *Hydrobiologia* 570, 7986.

Material Suplementar

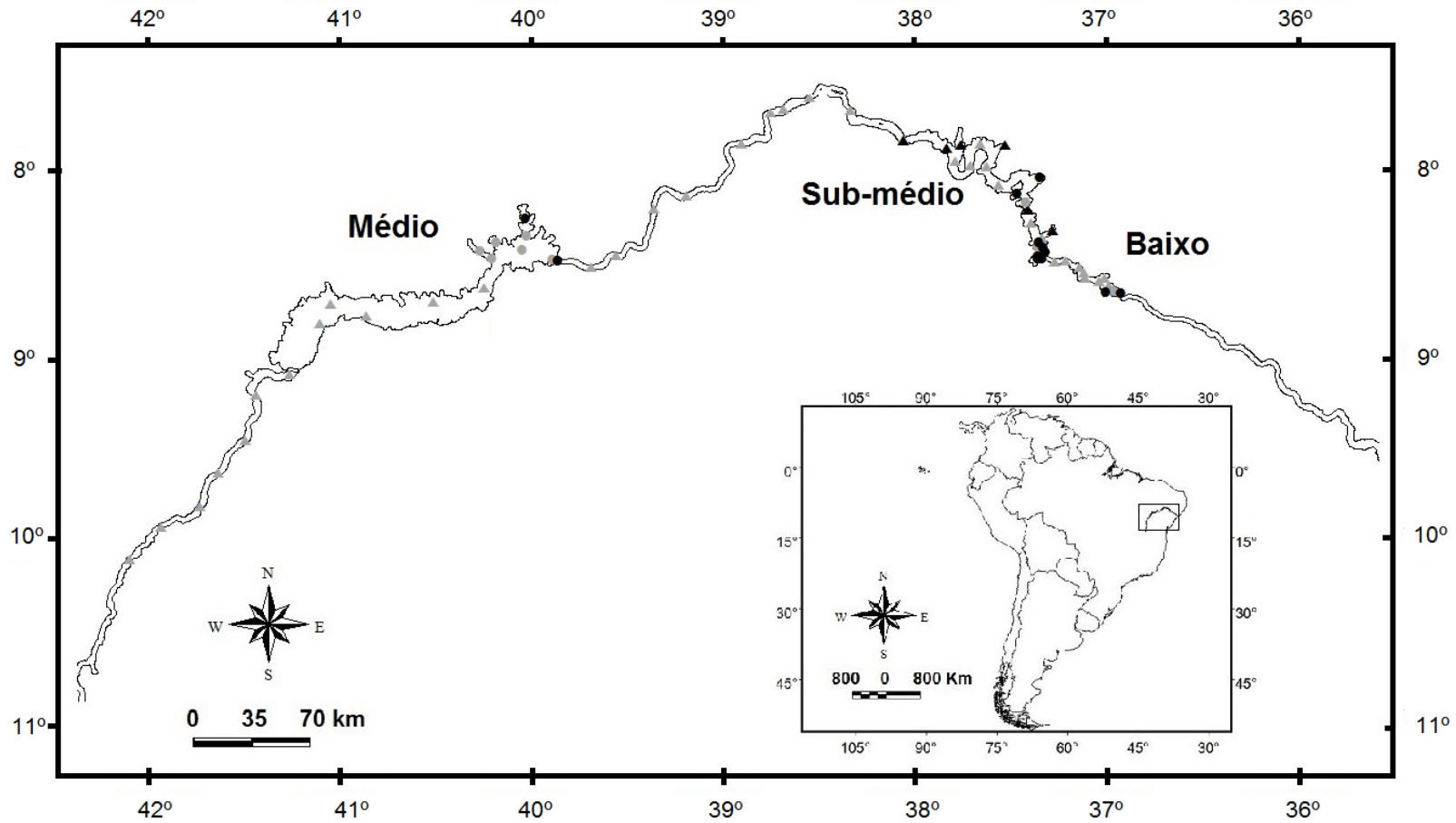


Fig 1. Localização da área de estudo com os pontos amostrais inseridos em ambientes lóticos (triângulo) ou semi-lóticos (círculos) dos trechos médio, sub-médio e baixo do rio São Francisco. Os pontos manchados em preto apresentaram registro de *E. densa*.

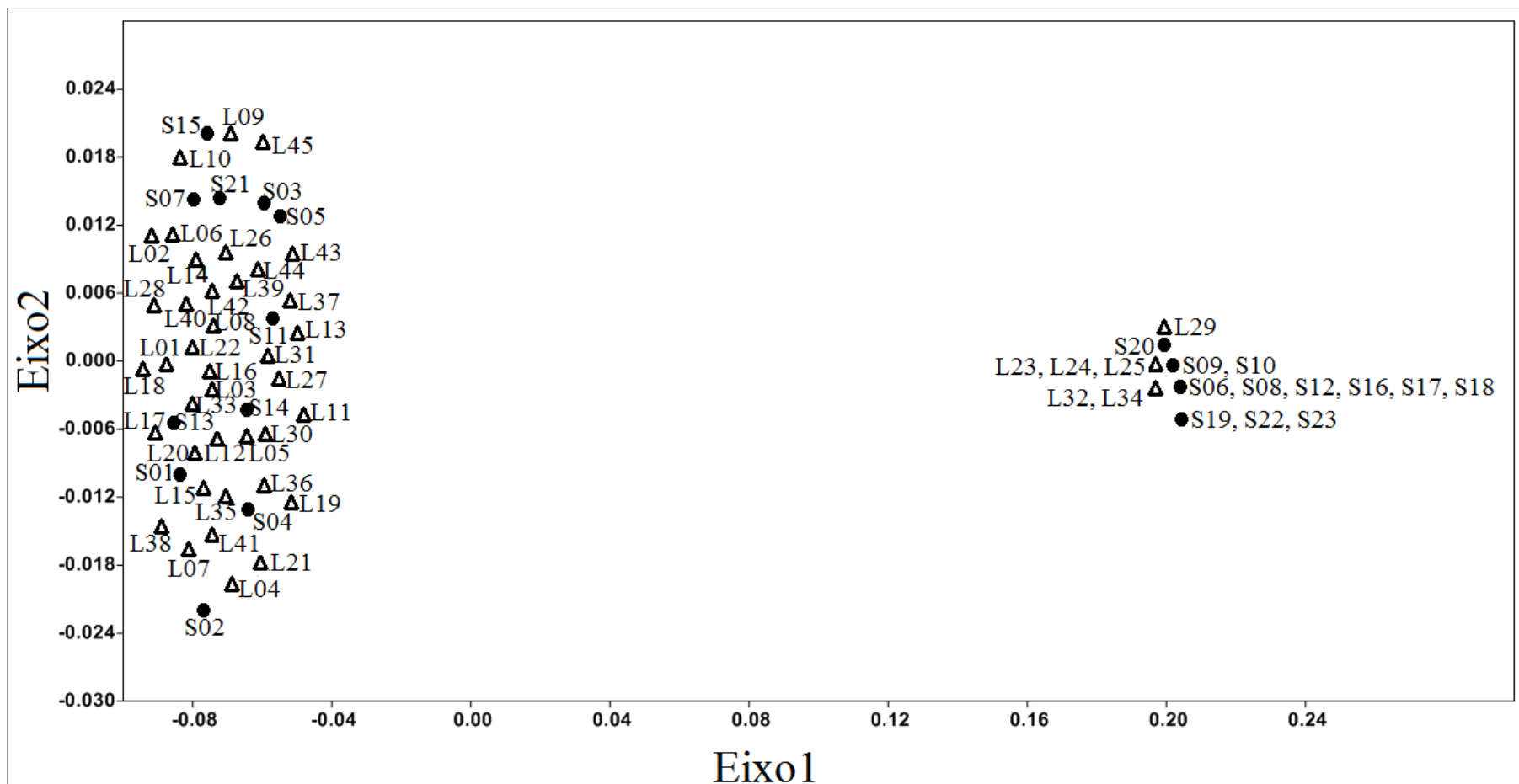


Fig 2. Representação dos eixos 1 e 2 da análise de Escalonamento Multidimensional Não-Métrica (NMDS) segundo a matriz “A”, evidenciando variação da ocorrência de *E. densa* pelos pontos amostrais classificados como lóticos (triângulo) ou semi-lóticos (círculo). (L01, L02, L03...) – ordenação dos pontos lóticos segundo o eixo nascente-foz do rio; (S01, S02, S3...) – ordenação dos pontos semi-lóticos segundo o eixo nascente-foz do rio.

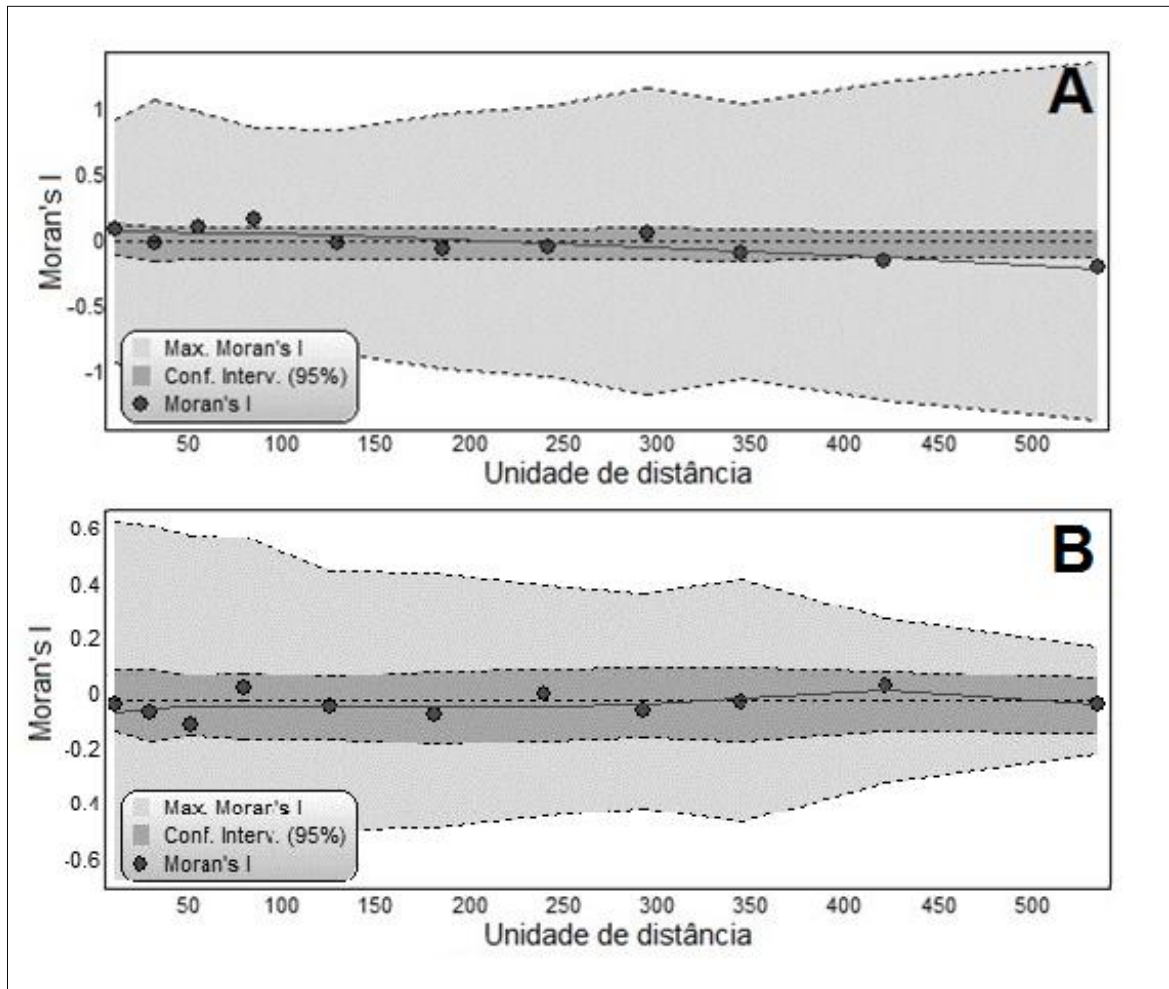


Fig 3. Correlograma de Moran's I evidenciando autocorrelação positiva (nas 3^a e 4^a unidades de distância) e negativa (a partir da 8^a unidade de distância) da ocorrência da macrófita invasora *E.densa* no rio São Francisco, representada pelos scores do eixo 1 da NMDS (A). Os scores eixo 2 da NMDS estiveram dentro do intervalo de confiança e, portanto, não apresentaram espacialidade nos dados.

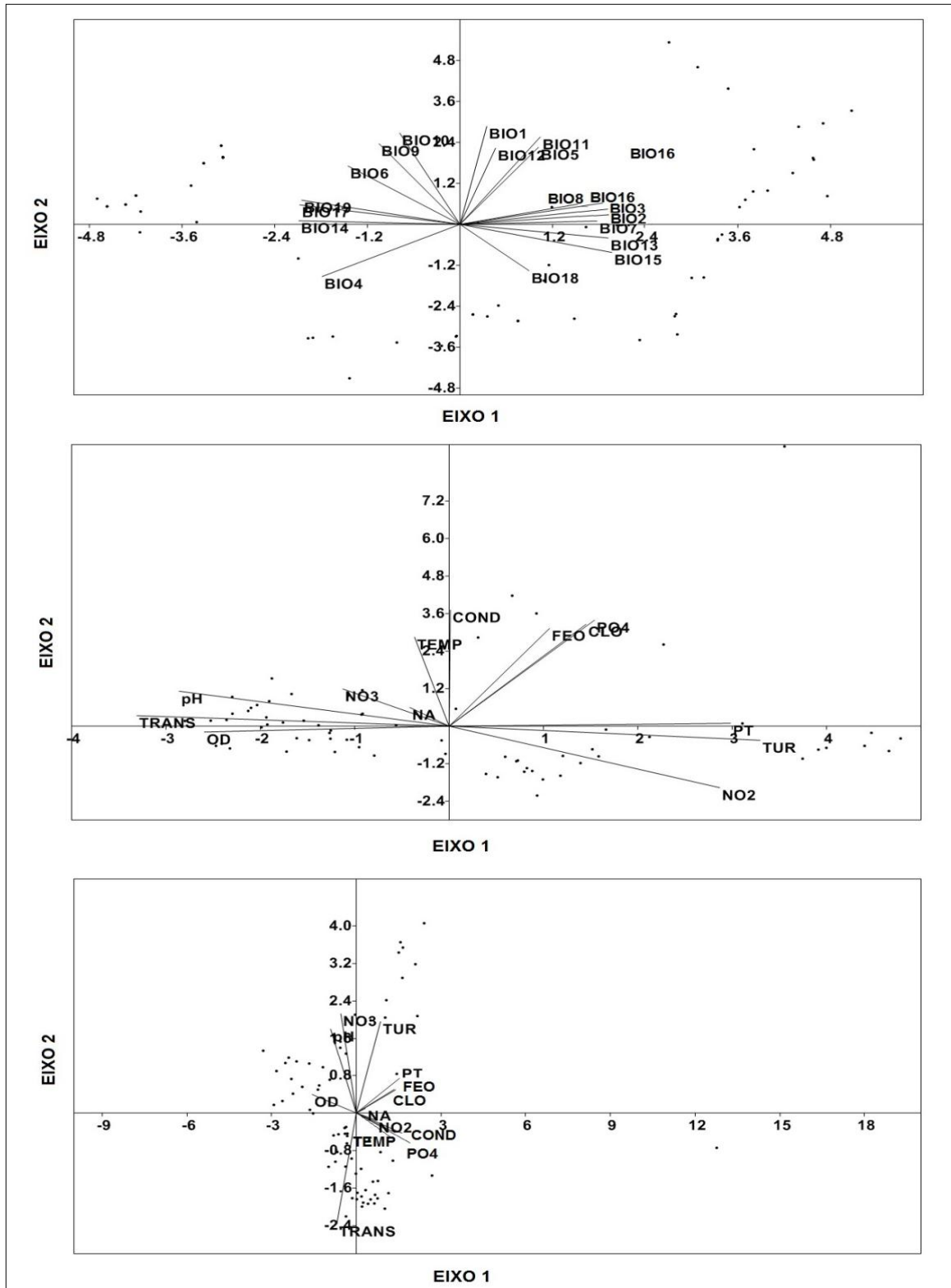


Fig 4. Representação dos eixos significativos com maiores autovalores das Análises de Componentes Principais (PCAs) que apontam colinearidade entre as variáveis bioclimáticas (A), limnológicas aferidas no período de cheia (B) ou limnológicas aferidas no período de vazante (C) do rio São Francisco, Brasil. Legendas: (•) – pontos amostrais.

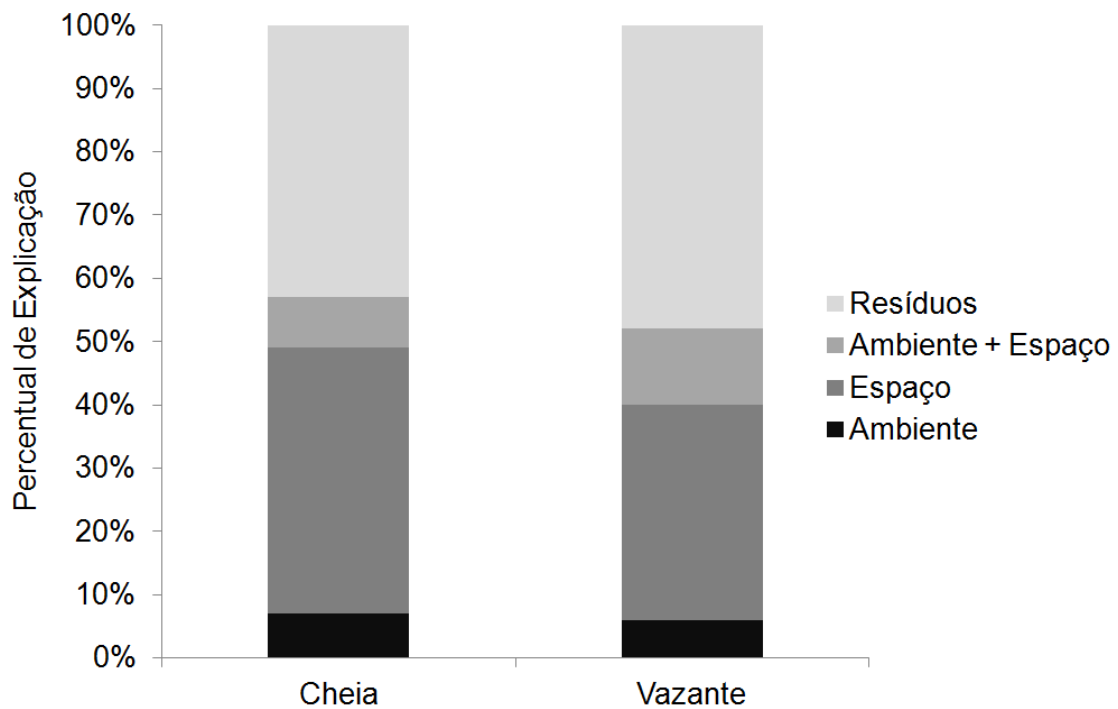


Fig 5. Resultados da partição de variância dos modelos lineares, mostrando a variância explicada pelo ambiente e/ou espaço frente a variável resposta (scores do eixo 1 da NMDS). Legendas: (A) – partição cuja explicação atribuída ao ambiente foi representada pelo conjunto de preditores limnológicos estabelecido pela seleção de modelos computada com dados do período de cheia do rio; (B) – partição cuja explicação atribuída ao ambiente foi representada pelo conjunto de preditores limnológicos estabelecidos pela seleção de modelos computada com dados do período de cheia do rio.

Tabela 1. Resultado dos modelos com coeficiente padronizado das variáveis limnológicas ambientais pertencentes aos conjuntos de preditores ambientais (EnvPred) selecionados pelas RDAs computadas com dados do período de cheia ou vazante, evidenciando a hierarquia dos preditores e seus respectivos percentuais de contribuição frente à variação dos dados da variável resposta (R^2).

hierarquia de Contribuição	Período	Conjunto Preditor	Preditor	Variação do R^2 (%)	<i>F</i>	p-valor
1°	Cheia	EnvPred3	PT	11.53	8.60	0.0048
2°	Cheia	EnvPred3	TUR	9.80	6.27	0.0012
3°	Cheia	EnvPred4	COND	1.43	3.99	0.0037
4°	Cheia	EnvPred3	TRANS	1.41	2.97	0.0097
5°	Cheia	EnvPred3	pH	1.37	4.81	0.0112
6°	Cheia	EnvPred4	TEMP	0.19	4.68	0.0026
7°	Cheia	EnvPred3	NO ₂	0.02	3.27	0.0076
1°	Vazante	EnvPred6	PT	11.56	8.63	0.0048
2°	Vazante	EnvPred6	COND	2.23	5.20	0.0082
3°	Vazante	EnvPred6	OD	0.06	2.53	0.0482
4°	Vazante	EnvPred6	PO ₄	0.01	3.41	0.0222

Tabela 2. Média e desvio padrão (\pm) das variáveis limnológicas pertencentes aos conjuntos preditores (EnvPred) selecionados pelas RDAs computadas com dados do período de cheia ou vazante e comparação das médias (teste t com as MEMs de co-variáveis) dessas variáveis pelo pontos classificados como lóticos ou semi-lóticos do rio São Francisco, nos períodos de cheia e vazante. Legendas: (*) $p < 0.05$; (**) $p < 0.01$; (***) $p < 0.0001$.

Preditores	Período	Conjunto Preditores	Lótico		Semi-lótico		F (teste t)
			Média	Desvio(\pm)	Média	Desvio (\pm)	
TUR (NUT)	Cheia	EnvPred3	15.54	14	5.86	4.29	10.12***
TRANS (m^{-1})	Cheia	EnvPred3	1.94	1.37	3.02	1.43	1.92**
PT ($mg.L^{-1}$)	Cheia	EnvPred3	84.24	25.55	50.44	15.32	5.82***
NO ₂ ($mg.L^{-1}$)	Cheia	EnvPred3	0.97	0.34	1.01	0.47	1.66
pH	Cheia	EnvPred3	7.67	0.23	8.12	0.12	4.75***
COND (μS)	Cheia	EnvPred4	58.82	0.2	64.71	11.1	2.14**
TEMP ($^{\circ}C$)	Cheia	EnvPred4	28.38	0.78	28.5	0.76	1.14
PO ₄ ($mg.L^{-1}$)	Vazante	EnvPred6	7.83	2.33	7.42	2.34	1.01
PT ($mg.L^{-1}$)	Vazante	EnvPred6	60.27	10.85	53.36	7.68	3.25*
COND (μS)	Vazante	EnvPred6	64.61	21.28	74.85	15.56	2.19*
OD ($mg.L^{-1}$)	Vazante	EnvPred6	8.0138	0.37	7.94	0.45	0.65

Tabela 3. Desempenhos dos modelos globais (OLS) e locais (GWR) computados segundo o conjunto de variáveis preditoras (selecionados pelas RDA's 2) da ocorrência das espécies *E. densa*.

Conjunto preditor/período		AIC	R² ajustado	F	p
Limnológicas/Cheia	GWR	-29.51	-0.02	0.90	0.41
	OLS	-97.01	0.14	5.86	0.01
Limnológicas/Vazante	GWR	-38.53	0.10	1.24	0.16
	OLS	-95.42	0.12	4.98	0.01

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados apresentados nessa tese contribuirão para aprimorar o conhecimento ecológico de macrófitas aquáticas e, por sua vez, servirão de base metodológica e conceitual para futuros estudos sobre preditores ambientais ou distribuição geográfica potencial de macrófitas aquáticas invasoras em reservatórios de regiões tropicais.

Baseando-se nos resultados do primeiro capítulo sugerimos que os próximos estudos sobre modelagem de distribuição geográfica potencial de macrófitas aquáticas invasoras sigam as premissas metodológicas e ecológicas apontados pelo presente estudo, dentre as quais destacamos: os registros da espécie alvo devem ser baseados apenas em informações de campo; o hábito da espécie desse ser sempre levado em consideração, sobretudo para espécies flutuantes, devido a sua capacidade de deriva em ambientes com correnteza; os preditores limnológicos parecem bons na otimização de modelos de distribuição geográfica potencial dessas plantas, para estudos desenvolvidos em escala local; a dinâmica ambiental na superfície da água parece exercer maior influência na modelagem de nicho potencial de macrófitas submersas e flutuantes; as camadas computadas com informações de campo são mais representativas do que aquelas geradas com dados compilados de estações meteorológicas (ex. BioClim); é primordial testar várias combinações de pontos teste e treino com preditores ambientais (inclusive utilizando análises estatísticas na seleção dos preditores ambientais), sendo o teste binomial o melhor critério de comparação de desempenho dos modelos preliminares.

Os resultados do segundo manuscrito também apontam para novos paradigmas metodológicos e conceituais de estudos sobre preditores ambientais da ocorrência de *E. densa* em reservatórios de regiões tropicais, alguns dos quais poderão aplicar-se para outras espécies de macrófitas invasoras e/ou submersas. Dentre as propostas sugeridas pelo referido estudo podemos destacar: a necessidade da inferência do fator espacial nos estudos sobre preditores de padrões de ocorrência de macrófitas aquáticas submersas; a condutividade elétrica e a concentração de compostos fosfatados na água são os principais preditores ambientais da ocorrência de macrófitas submersas em ambientes semi-lóticos, sendo a explicação atribuída aos preditores ambientais ampliada pela influência das variáveis transparência, turbidez e/ou pH; regiões com pequenas variações latitudinais apresentam pequenas oscilações bioclimáticas (pluviosidade e temperatura), as quais parecem não influenciar na ocorrência e/ou distribuição de macrófitas submersas; determinadas variáveis limnológicas (ex. fosfato inorgânico e fósforo total) não apontadas

em estudos sobre preditores ambientais da ocorrência de *E. densa* parecem ampliar a explicação do ambiente desses modelos, o que nos permite inferir sobre a necessidade de novos estudos com metodologia análoga visando confirmar, ampliar ou divergir dos padrões ecológicos já constatados.

Diante dessa tentativa inédita de discutir questões metodológicas e estatísticas sobre preditores ambientais e de distribuição geográfica potencial de macrófitas aquáticas invasoras com enfoque crítico e analítico, acreditamos que a presente tese auxiliará no estabelecimento de alternativas para o manejo adequado dessas plantas, visando reduzir os impactos ecológicos e de viabilidade humana causada pelo crescimento desordenado dessas, bem como, fundamentará os futuros estudos com essa abordagem.

Contudo, as respostas metodológicas e teóricas apontadas nessa tese ainda necessitam de novas investigações em ambientes similares para convalidar os resultados como padrões de reservatórios de regiões tropicais. Nesse contexto, a partir de agora ampliaremos nossos esforços investigativos sobre modelagem de distribuição geográfica potencial, estrutura espacial ou preditores ambientais de macrófitas aquáticas para outros ambientes de regiões tropicais, em diferentes escalas de observação. Além disso, buscaremos avaliar um número maior de espécies e inferir sobre questões ainda não avaliadas nos estudos com essas abordagens, como por exemplo: Qual dos processos relacionados à estrutura espacial (limite de dispersão de espécies ou Random Walk) é mais comum nos estudos com macrófitas aquáticas em reservatórios de regiões tropicais? Como esses processos relacionados à estrutura espacial funcionam para ambientes sem barramento? Camadas ambientais interpoladas que representem interações interespecíficas (competição, mutualismo, facilitação) podem influenciar na modelagem de distribuição geográfica potencial? Como essas interações podem alterar a partição explicada pelo ambiente e/ou espaço frente à ocorrência de macrófitas aquáticas?

De certo, reconhecemos a partir dessa tese que os esforços para romper com os paradigmas impostos pela acomodação humana em relação ao saber, nunca cessarão. O que nos resta é ambicionar uma ciência inquieta e desvinculada do senso comum, para que ao final da nossa caminhada científica possamos ter documentado obras que inquietem outros pesquisadores na busca incessante pelo novo, pelo inédito.