



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO - UNIRIO
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE - CCBS
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS - IBIO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIODIVERSIDADE NEOTROPICAL) - PPGBIO

Kauan Nunes Fonseca

Efeitos ecossistêmicos da espécie invasora *Corbicula fluminea* (Müller, 1774)
(Bivalvia: Cyrenidae) em um reservatório neotropical

Rio de Janeiro - RJ

2021



Kauan Nunes Fonseca

Efeitos ecossistêmicos da espécie invasora *Corbicula fluminea* (Müller, 1774)
(Bivalvia: Cyrenidae) em um reservatório neotropical

Dissertação de mestrado apresentada à
Universidade Federal do Estado do Rio de
Janeiro como exigência para a obtenção de grau
de Mestre em Ciências Biológicas do Programa
de Pós-Graduação em Biodiversidade
Neotropical.

Orientação: Dr. Timothy Peter Moulton

Co-orientação: Dra. Christina Wyss Castelo
Branco

Rio de Janeiro - RJ

24 de junho de 2021

Catálogo informatizado pelo(a) autor(a)

N676 Nunes Fonseca, Kauan
Efeitos ecossistêmicos da espécie invasora
Corbicula fluminea (Müller, 1774) (Bivalvia:
Cyrenidae) em um reservatório neotropical / Kauan
Nunes Fonseca. -- Rio de Janeiro, 2021.
95

Orientador: Timothy Peter Moulton .
Coorientadora: Christina Wyss Castelo Branco.
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do
Estado do Rio de Janeiro, Programa de Pós-Graduação
em Ciências Biológicas, 2021.

1. Filtração. 2. Excreção. 3. Biodeposição. 4.
Matéria orgânica. 5. Dinâmica de Nutrientes. I. Peter
Moulton , Timothy , orient. II. Wyss Castelo
Branco, Christina , coorient. III. Título.

Kauan Nunes Fonseca

**EFEITOS ECOSSISTÊMICOS DA ESPÉCIE INVASORA *CORBICULA FLUMINEA*
(MÜLLER, 1774) (BIVALVIA: CYRENIDAE) EM UM RESERVATÓRIO
NEOTROPICAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas
(Biodiversidade Neotropical) da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro,
como requisito para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

Aprovada em 24 de junho de 2021.

Banca Examinadora



Dr(a). Timothy Peter Moulton (Orientador)
(Universidade do Estado do Rio de Janeiro/UERJ)



Dr(a). Roberto de Moraes Lima Silveira
(Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro/UNIRIO)



Dr(a). Claudia Tasso Callil
(Universidade Federal de Mato Grosso/ UFMT)



Dr(a). Vinicius Neres de Lima
(Universidade do Estado do Rio de Janeiro/ UERJ)

Dedico este trabalho aos familiares, amigos e
colegas que me apoiaram e o tornaram
possível.

Sábio é aquele que conhece os limites da própria ignorância

Sócrates

Agradecimentos

Agradeço primeiramente a minha família. Minha mãe (Polinésia) e minha avó (Laura) por todo apoio em minhas escolhas. Cada objetivo alcançado é oriundo do carinho de vocês. Agradeço aos meus irmãos, Juan, Allan e Maria Clara pelo carinho e apoio nesse processo, mesmo fisicamente distantes, sempre muito próximos emocionalmente. Vocês são minha base.

Agradeço ao meu Prof. Roberto Silveira por ter sido sempre muito receptivo comigo, tendo me apoiado a chegar até aqui. Roberto, graças a você, certamente, tomei uma decisão que direcionou a minha vida e me abriu novas oportunidades. Obrigado.

Me sinto muito grato pela oportunidade de concomitante participar de dois laboratórios de pesquisa, o Laboratório de Ecologia de Rios e Córregos (LERC) da UERJ e o Núcleo de Estudos Limnológicos (NEL) da UNIRIO. Nestes lugares tive vivências muito especiais e agradeço imensamente a motivação, suporte, companheirismo e aprendizagem. Nestes espaços construí amizades as quais levarei para toda a vida. Todos destas equipes me ajudaram a integrar as partes deste trabalho.

Agradeço especialmente aos meus orientadores e colaboradores. Meu orientador Prof. Tim a quem admiro e me ensinou muito. Tim, muito obrigado pela a oportunidade e confiança. A minha querida co-orientadora Prof. Chris que me acolheu com muito carinho aqui Rio de Janeiro. Chris, obrigado pela oportunidade. Aos colaboradores deste trabalho, aos quais me auxiliaram e cuja as discussões, não apenas acadêmicas, me acrescentaram muito. Portanto um agradecimento especial para vocês, Samira e Roberto. Creio que tivemos uma excelente experiencia e exercício.

Aos meus amigos que sempre confiaram em mim e me apoiaram de diversas maneiras. Em momentos de dificuldades sempre pude contar com vocês. Agradeço especial e profundamente a todos vocês Tiago, Yasmin, Maria, Henrique, Bruna, Quezia, Mariana, Laryssa, Jeferson (Raj), Helena, Bia, Melina, Amanda, Fernanda e Clarissa. Amizades de longa data e outras recentes a minha vinda para o Rio, mas que independente disto, pude me conectar e sempre compartilhar palavras de afeto e ternura. Obrigado!

Resumo

Corbicula fluminea (Muller, 1774) (Cyrenidae) é uma espécie invasora de bivalve de água capaz de atuar como engenheira ecossistêmica. Portanto modula processo ecológicos e consequente a estrutura e função dos ambientes invadidos, como os artificiais de reservatório. Neste trabalho, propomos modelar o papel ecológico desta espécie, quantificando seu efeito funcional no que tange a capacidade de biofiltração, biodeposição e excreção de nutrientes. Para tanto, hipotetizamos que (i) as populações criam um gradiente longitudinal dos efeitos filtração, biodeposição e remineralização devido a configuração espacial do reservatório; e (ii) de que o efeito absoluto varia interanualmente, devido às diferenças ambientais locais entre períodos de inverno seco e verão chuvoso. Realizamos um monitoramento nestes períodos a fim de amostrar a população e as características limnológicas locais. Nós utilizamos uma abordagem híbrida combinando modelos empíricos e modelos mecanicistas para testar nossas hipóteses e quantificar o efeito bruto da população. Avaliamos os aspectos populacionais e dados abióticos e incorporamos o efeito destes sobre as estimativas. Os efeitos ecossistêmicos seguiram a distribuição da abundância da população ao longo do eixo longitudinal do reservatório em ambas coletas. A concentração de partículas suspensas, diminuem longitudinalmente conforme a densidade de *C. fluminea* aumenta. Prevemos que em trechos que *C. fluminea* constitui agregados $> 1900 \text{ ind. m}^{-2}$, este são capazes de filtrar 1500 L em um dia, nesse sentido, depuram 28% do carbono orgânico suspenso e biodepositam $400 \text{ g m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ deste material. Nós prevemos que nestes trechos, *C. fluminea* tem a capacidade de disponibilizar $3 \text{ mg m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ de fosforo, correspondente a uma concentração 30 vezes maior que a ambiental. Contudo, não observamos efeito substancial para formas nitrogenadas excretadas. Observamos uma correlação positiva e significativa com a adição de fósforo via excreção e as concentrações ambientais ($P < 0,05$). Através do monitoramento observamos que as características limnológicas diferem significativamente entre inverno e verão ($P < 0,05$). Por outro lado, incorporando estas diferenças sobre as estimativas, não observamos diferenças interanuais significativas nos efeitos absolutos de filtração e remineralização ($P > 0,05$). Em contraste, observamos diferença interanual significativa no efeito de biodeposição de carbono orgânico no verão ($P < 0,05$). Nossos resultados sugerem que *C. fluminea* potencialmente depura a coluna d'água, transfere partículas entre compartimentos e regenera nutrientes solúveis em intervalos muito curtos. Nossas estimativas são conservativas a outras da literatura,

portanto, quantitativamente, nossos resultados sugerem que *C. fluminea* atua como espécie chave no reservatório. As populações são capazes de atuar como um catalisador da deposição de partículas e de regeneração de fósforo no lago. Neste sentido, aceleram processos ecossistêmicos locais como a dinâmica de matéria e ciclo biogeoquímicos. Além disso, podem afetar a estrutura e composição da comunidade local através de efeito *top-down* e ou *bottom-up*.

Palavras chave: filtração, remineralização, biodeposição, matéria orgânica, nutrientes, ciclos biogeoquímicos

Abstract

Corbicula fluminea (Muller, 1774) (Cyrenidae) is an invasive freshwater bivalve species that acts as an ecosystem engineer. Therefore, it modulates ecological processes and consequently the structure and function of the invaded ecosystem (e.g., reservoir environments). In this work, we aim to model the ecological role of this species, quantifying its functional effect regarding the biofiltration, biodeposition, and excretion rates. To this end, we hypothesis that (i) the populations create a gradient of the effects of biofiltration, biodeposition, and excretion through longitudinal reservoir axis; and (ii) that the absolute effect varies interannually between dry-winter and rainy-summer seasons. We performed monitoring in these periods to sample the population and limnological features. We used a hybrid approach combining empirical models and mechanistic models to test our hypotheses and quantify the gross effect of the population. We evaluated the population aspects and abiotic data and incorporated their effect on the estimates. The ecosystem effects followed the distribution of population abundance along the longitudinal axis of the reservoir in both collections. The concentration of suspended particles decreases longitudinally as the density of *C. fluminea* increases. We predict that in reaches that *C. fluminea* constitutes large aggregates (e.g., $> 1900 \text{ ind. m}^{-2}$), this can filter 1500 L in one day, in this sense, debug 28% of the suspended organic carbon and biodeposit $400 \text{ g m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ of this material. We predict that in these reaches, *C. fluminea* can recycling $3 \text{ mg m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ of phosphorous, corresponding to a concentration 30 times higher than that of the environment. However, we did not observe a substantial effect on the excreted nitrogen forms. Through monitoring, we observed that limnological features differ significantly between winter and summer ($P < 0,05$). On the other hand, incorporating these differences on estimates, the interannual effects of filtration and excretion did not differ ($P > 0,05$). In contrast, we observed a significant interannual difference in the effect of organic carbon biodeposition in summer ($P < 0,05$). Our results suggest that *C. fluminea* potentially clears the water column, transfers particles between compartments, and regenerates soluble nutrients at very short intervals. Our estimates are conservative to others in the literature, so quantitatively, our results suggest that *C. fluminea* acts as a key species in the reservoir. Populations can act as a catalyst for particle deposition and phosphorus regeneration in the lake. In this sense, they accelerate local ecosystem processes such as organic matter dynamics and biogeochemical cycles. In

addition, they can affect the structure and composition of the local community through top-down and bottom-up effects.

Keywords: clearance rates, remineralization rates, biodeposition rates, organic matter, nutrients, biogeochemical cycles

Introdução	10
Metodologia	17
Área de estudo.....	17
Coleta e triagem das amostras	21
<i>Variáveis limnológicas</i>	21
<i>Coleta de C. fluminea</i>	22
Análises estatísticas e modelagem quantitativa dos dados.....	23
Variáveis limnológicas	23
Aspectos populacionais	23
<i>Relação entre peso e comprimento e Índice de Condição de C. fluminea</i>	23
<i>Índice de condição de Corbicula fluminea: variação espaço-temporal</i>	25
<i>Estrutura etária da população</i>	26
<i>Estimativas para filtração e biodeposição</i>	27
<i>Estimativas para remineralização de nutrientes</i>	28
Resultados	30
Variáveis limnológicas	30
Carbono no seston	31
Nutrientes e íons.....	34
População de <i>Corbicula fluminea</i>	38
Modelos para medidas de massa	38
Estrutura do erro e coeficientes dos modelos elencados	41
Estrutura da população	43
Índice de Condição (<i>fitness</i>) da população.....	45
Abundância: biomassa por área e densidade da população.....	46
Efeito de filtração e biodeposição	49
Efeito da remineralização de nutrientes	52
Discussão.....	55
Modelos de biomassa	57
População	59
Estrutura da população e SMI	59
Abundância: biomassa por área e densidade.....	61
Filtração.....	62
Biodeposição	65
Remineralização de nutrientes	67
De indivíduos a ecossistema: um modelo conceitual dos efeitos ecossistêmicos de <i>Corbicula fluminea</i> no reservatório e perspectivas futuras	68
Conclusão	70
Apêndice I	72

Referências bibliográficas	78
----------------------------------	----

Introdução

Nos ecossistemas aquáticos as invasões biológicas são frequentes devido ao uso extensivo dos recursos hídricos (Johnson et al. 2008). As atividades antrópicas nestes ambientes são vetores de introdução e dispersão das espécies invasoras (Rahel 2002), através do uso de canais hidrográficos (Galil et al. 2008), despejo de águas de lastro de navios, cabotagem (Padilla & Williams 2004), aquicultura ou aquarismo (Nunes et al. 2015) e pesca esportiva (Cerri et al. 2018). Por exemplo, os reservatórios são ambientes lênticos artificiais com heterogeneidade de habitats, altos níveis de perturbação física (Thornton et al. 1990) e utilizados para muitas destas atividades humanas (Mills et al. 1993; Rahel 2002). Estes ambientes são suscetíveis a invasões biológicas (Havel et al. 2005; Johnson et al. 2008), pois são ecossistemas perturbados e de transição, que agem como ponto de parada de muitas espécies invasoras, as quais muitas vezes dominam a comunidade nestes ecossistemas (Havel *et al.* 2005; Strayer *et al.* 2006; Johnson *et al.* 2008; Pereira *et al.* 2018).

Uma vez estabelecida a espécie invasora pode afetar a integridade da comunidade nativa e o funcionamento do ecossistema colonizado (Atkinson *et al.* 2010; Vilà *et al.* 2010, 2011; Simberloff *et al.* 2013) e, adicionalmente, surgem efeitos sobre os recursos naturais que desencadeiam impactos a nível econômico, social e sanitário (Pimentel *et al.* 2005). Estes efeitos são ocasionados através de interações bióticas diretas (e.g., competição e predação) (Shea 2002; Pereira *et al.* 2015), assim como por mudanças indiretas nas condições de habitat (e.g., mudanças da turbidez ou na estrutura do ambiente) (Arnott & Vanni 1996; Horgan & Mills 1997; Atkinson *et al.* 2010; Strayer 2010; Cataldo *et al.* 2012). Nesse cenário, os ambientes aquáticos suscetíveis à invasão biológica são bons modelos para avaliar os impactos ecológicos de espécies invasoras (Pereira *et al.* 2018), isto em razão de que organismos aquáticos possuem importantes interações e modulam processos a nível ecossistêmico (e.g., relações tróficas e modulação da ciclagem de nutrientes) (Moulton *et al.* 2004, 2010; Silveira *et al.* 2010; Zandonà *et al.* 2021a). Portanto, o funcionamento de ecossistemas aquáticos pode ser facilmente afetado pela introdução e estabelecimento de uma espécie invasora.

O impacto ecológico em um ambiente aquático pode ser modulado por uma espécie invasora que atua como engenheira ecossistêmica, isto é, capaz de modificar o sistema em grande escala (Jones *et al.* 1994). Por exemplo, carpas (*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758) e Tilápia do Nilo (*Oreochromis niloticus* Linnaeus, 1758) introduzidas em lagos ressuspendem o sedimento da região bentônica e disponibilizando nutrientes antes precipitados, assim alteram o estado claro da água originalmente dominado por macrófitas para um turvo e dominado por fitoplâncton (Roberts *et al.* 1995; Jiménez-Montealegre *et al.* 2002). Em reservatórios invadidos pelo mexilhão dourado (*Limnoperna fortunei* Dunker, 1857), as partículas suspensas e o fitoplâncton são depurados através da filtração, assim a penetração de luz aumenta e portanto macrófitas e biofilme proliferam na região bentônica (Boltovskoy & Correa 2015). Estas espécies invasoras, que adicionalmente são

engenheiras ecossistêmicas, possuem altas taxas de reprodução e de crescimento populacional (i.e., são *r*-estrategista) (Jones *et al.* 1994; Shea 2002; Sousa *et al.* 2014a). Nesse sentido, o efeito de um engenheiro ecossistêmico invasor pode ser magnificado em função do tamanho da população (e.g., densidade). Conseqüentemente, o impacto ecológico de uma espécie invasora com estas propriedades aumenta de acordo com o tamanho da população estabelecida.

Moluscos límnicos estão entre os *taxa* de invasores mais importantes em ecossistemas aquáticos por serem reconhecidos como engenheiros ecossistêmicos e terem alta produção secundária (Strayer 2010). As espécies de bivalves *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (Dreissenidae), *Limnoperna fortunei* (Mytilidae), *Corbicula fluminea* (Muller, 1774) (Cyrenidae) e de gastrópodes *Melanoides tuberculata* (Müller 1774) (Thiaridae) e *Physa acuta* Draparnaud, 1805 (Physidae) invadiram e atualmente são componentes importantes na região bentônica de estuários, riachos e lagos em todo o mundo (Strayer 1999, 2010; Fernandez *et al.* 2003; Sousa *et al.* 2014a). Estas espécies são consumidores primários que constituem populações de elevada biomassa e densidade, nesse sentido são organismos com o potencial de afetar drasticamente o funcionamento ou estado do ecossistema invadido (Strayer 1999, 2010; Sousa *et al.* 2008b; Strayer & Dudgeon 2010).

Dentre os *taxa* de moluscos invasores, os bivalves em particular são especialmente importantes pois possuem ampla capacidade de dispersão, crescimento rápido, maturidade sexual precoce, alta fecundidade e vida curta que, quando combinadas com atividade antrópicas, as permitem colonizar e se estabelecer em novos ambientes mais facilmente (Strayer 2010; Sousa *et al.* 2014a). Adicionalmente, se distribuem em densos aglomerados sésseis que geram impactos ecológicos em diferentes escalas espaciais (Atkinson & Vaughn 2015; Vaughn & Hoellein 2018). Todavia, para quantificar e compreender estes impactos ecossistêmicos (i.e., funcionais) é necessário entender a ecologia das espécies, bem como os fatores intrínsecos (e.g., fisiologia) e extrínsecos (e.g., fatores abióticos) que podem interferir nos indivíduos, populações e conseqüentemente sobre a magnitude do efeito funcional da espécie.

Bivalves conectam os sistemas bentônicos e pelágicos através da filtração de partículas suspensas e da excreção e deposição de nutrientes, portanto entender a fisiologia de alimentação de destes consumidores é essencial para quantificar o efeito funcional que podem ocasionar (Vaughn & Hoellein 2018). Secundariamente à filtração, bivalves infaunais (i.e., os que vivem associados ao sedimento) podem consumir diretamente o conteúdo orgânico presente no sedimento (i.e., *pedal e/ou deposit feeding*) (Vaughn & Hakenkamp 2001). A ingestão de recursos filtrados ocorre através do sifão inalante conectado às brânquias, então cílios epidérmicos junto a uma secreção de uma matriz mucilaginosa (i.e., muco), movem as partículas em direção aos palpos labiais e estômago. A capacidade de filtração muda de acordo com a natureza da partícula (i.e., orgânica ou inorgânica),

com base em fatores de tamanho, forma e composição química da superfície do material. Assim, as partículas pré-ingeridas podem ser rejeitadas pelo sifão inalante e encapsuladas por muco (i.e., pseudofezes). As partículas nutricionalmente interessantes são totalmente ingeridas (i.e., pós palpo labial), assimiladas e o excesso é egestado (i.e., fezes) e excretado (i.e., nutrientes). As fezes e pseudofezes constituem particulados de material orgânico com diferentes teores de nutrientes e são coletivamente denominados de biodepósitos (Ward & Shumway 2004; Vaughn & Hoellein 2018). A excreção compõe um estoque de nutrientes solúveis disponíveis para o ambiente (Atkinson *et al.* 2010; Atkinson & Vaughn 2015). Assim, os processos de filtração e excreção são importantes para a avaliação do impacto ecossistêmicos ocasionado por bivalves, pois é através destes processos que bivalves podem controlar a concentração e composição de partículas e a biodisponibilidade de nutrientes no ambiente. Os processos de filtração e excreção podem ser resumidos pela figura 1.

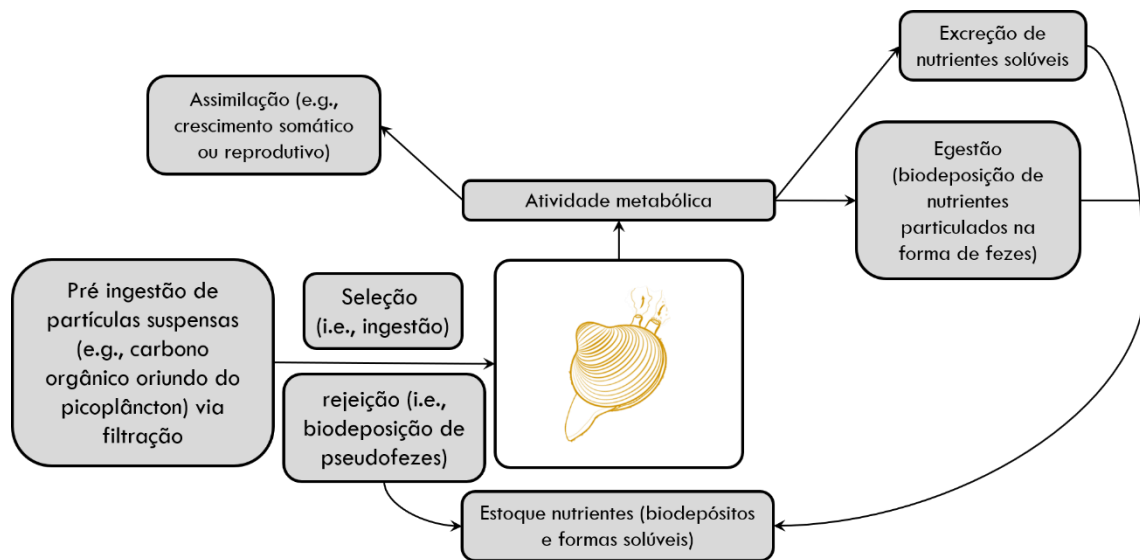


Figura 1. Esquema dos processos de filtração, biodeposição e excreção realizados por *C. fluminea*.

A filtração é um processo metabólico que pode ser influenciado por fatores extrínsecos (e.g., temperatura) e intrínsecos (e.g., tamanho corpóreo e idade) (Lauritsen 1986; Viergutz *et al.* 2012; Pouil *et al.* 2021). Por exemplo, as taxas de filtração (volume de água filtrado por indivíduo) são dimensionadas pelo tamanho corporal e aumentam com o tamanho e com a temperatura ambiental (Lauritsen 1986; Viergutz *et al.* 2012; Vaughn & Hoellein 2018). Assim, é possível quantificar a filtração de acordo com a Teoria Metabólica da Ecologia (TME) que prevê maiores taxas dos processos fisiológicos de acordo com o aumento na biomassa ou temperatura (equação de Arrhenius) (Brown *et al.* 2004). Alternativamente, a variação espaço-temporal da disponibilidade de recursos pode mudar as taxas de filtração. Sendo assim é possível prever a resposta funcional de filtradores a

partir de um modelo teórico curvo-linear onde uma mudança na taxa de ingestão (quantidade de recursos consumidos por indivíduo) implica em mudança na taxa de filtração. Nesse sentido à medida que um filtrador chega a um nível máximo de ingestão, sua filtração tende a exponencialmente diminuir em função do aumento de recursos disponíveis (Rothhaupt 1990; Marescaux *et al.* 2016). Portanto, o impacto da filtração varia de acordo com a intensidade e com seletividade de fatores internos e ambientais que afetam indivíduos, populações e o ecossistema. Assim, para quantificar o efeito ecossistêmico é necessário considerar a resposta funcional do processo em relação aos fatores de interferência.

Através da ingestão e excreção bivalves podem modular a dinâmica de nutrientes atuando como regeneradores de nutrientes (i.e., *consumer-driven nutrient dynamics*, CND) (Sterner *et al.* 2002; Atkinson & Vaughn 2015). Por exemplo, o processo de ingestão aumenta a deposição de carbono no sedimento e assim altera processos biogeoquímicos, além de disponibilizar nutrientes particulados para outros organismos bentônicos (Vaughn & Hakenkamp 2001; Gergs *et al.* 2009; Strayer 2014; Yu *et al.* 2019; McCasker & Humphries 2021). Já através da excreção bivalves podem aumentar a biodisponibilidade de nitrogênio e fósforo solúveis para produtores primários (Arnott & Vanni 1996; Atkinson & Vaughn 2015). Assim como a filtração, estes processos podem ser dimensionados em função do tamanho corpóreo dos indivíduos, conforme previsto pela a TME (Lauritsen & Mozley 1989; Brown *et al.* 2004; Hopper *et al.* 2021). Adicionalmente, a temperatura é fator importante para avaliação do impacto causado por um consumidor, pois as taxas de excreção mudam de acordo com este fator extrínseco (Viergutz *et al.* 2012; Pouil *et al.* 2021). Apesar disto, o tamanho do corpo (e.g., biomassa) ainda é considerado o melhor preditor para as taxas de excreção (Lauritsen & Mozley 1989; Oliveira-Cunha *et al.* 2018; Zandonà *et al.* 2021b).

Bivalves invasores usualmente atingem densidades muito elevadas nos ecossistemas invadidos, portanto estas populações potencialmente agilizam o fluxo de matéria e nutrientes (Sousa *et al.* 2008b, 2014a; Pigneur *et al.* 2014; Vaughn & Hoellein 2018). Quando se dimensiona os processos de filtração e excreção através dados biométricos (e.g., comprimento total, biomassa), combinados com tamanho das populações (e.g., densidade), é possível quantificar as contribuições dos indivíduos e suas características para o ecossistema (Lauritsen 1986; Lauritsen & Mozley 1989; Hopper *et al.* 2021). Em termos de bivalves invasores, dado as altas densidades atingidas (e.g., > 4000 indivíduos m⁻²) (Sousa *et al.* 2008b), há um grande volume de indivíduos a serem analisados, e isto aumenta a dificuldade da tarefa.

É possível aumentar a exequibilidade do procedimento estimando a biomassa média dos indivíduos através da relação alométrica ($Y = aX^b$, a e b são constantes) entre comprimento (X) e massa (Y). Por outro lado, a estrutura do erro nesta regressão pode variar e assim diminuir a acurácia

da estimativa (Atkinson *et al.* 2020). A estrutura do erro da regressão potencial pode ser multiplicativa ou aditiva. Para a estrutura multiplicativa (Eq. 1; ver métodos) o erro aumenta de acordo com a medida em questão (Kerkhoff & Enquist 2009). Alternativamente, a estrutura aditiva (Eq. 2; ver métodos) o erro é constante com a medição de interesse (Xiao *et al.* 2011). Nesse sentido, dependendo do erro elencado, os parâmetros podem ser sub ou sobrestimados, sendo portanto necessária uma avaliação sobre a distribuição do erro para elencar o mais apropriado. Por exemplo, um erro de 30% na estimativa em biomassa é diretamente proporcional a um erro de 30% na estocagem de nutrientes tecidual e, conseqüentemente, isto gera uma imprecisão na avaliação dos possíveis impactos funcionais (Atkinson *et al.* 2020). Ao passo que estimativas de biomassa (i.e., tamanho corporal) são essenciais para estimar as taxas e funções ecológicas (e.g., filtração e excreção) torna-se necessário avaliar o erro atribuído no processo de estimativa para quantificar os impactos ecológicos com maior confiabilidade, e, em especial para as espécies invasoras que exercem potenciais efeitos funcionais.

A espécie invasora *Corbicula fluminea* é oriunda da Ásia e devido sua alta capacidade de dispersão e reprodução está estabelecida na África, Américas e Europa (Callil & Mansur 2002; Santos *et al.* 2012). O principal vetor de introdução nos continentes é a água de lastro de navios (Santos *et al.* 2012). *Corbicula fluminea* é considerada como uma das espécies invasoras de maior importância em ecossistemas aquáticos por estar associada a mudanças no funcionamento de ecossistemas (Sousa *et al.* 2008a, 2014b; Strayer 2010). O efeito ecossistêmico de *C. fluminea* é bem documentado em regiões temperadas, com avaliações principalmente realizadas em ambientes lóticos (e.g., riachos) ou a partir de mesocosmos (Hakenkamp & Palmer 1999; Vaughn & Hakenkamp 2001; Atkinson *et al.* 2010; Bullard & Hershey 2013). Os elementos pelágicos sequestrados (i.e., carbono incorporado em biomassa) e aqueles biodepositados (i.e., egestas e excreção), inferem o seu impacto na cadeia trófica e dinâmica biogeoquímica (Atkinson *et al.* 2010). A alta densidade que as populações atingem, atribuída ao alto potencial de filtração sobre as partículas suspensas (i.e., seston), afeta a dinâmica de matéria (Cohen *et al.* 1984; Lauritsen 1986; Cerco & Noel 2010; Pigneur *et al.* 2014). Além disso, *C. fluminea* é capaz de modificar a composição e abundância dos produtores bentônicos através da bioturbação e *pedal feeding* (Hakenkamp & Palmer 1999; Vaughn & Hakenkamp 2001; Bullard & Hershey 2013).

Na América do Sul os primeiros registros de *C. fluminea* datam na década de 70 na Argentina e sul do Brasil, e desde então se dispersou a montante e por todas as bacias do continente (Callil & Mansur 2002; Santos *et al.* 2012). Apesar da sua alta ocorrência ampla distribuição em regiões neotropicais, o efeito funcional (i.e., a nível ecossistêmico) ainda não é quantificado nestes ambientes (Santos *et al.* 2012; Chappell *et al.* 2019). Devido esta ampla distribuição com grandes populações formadas, a espécie além de um importante componente biológico nos ecossistemas neotropicais

torna-se também importante em escala financeira e sanitária (Sousa *et al.* 2008a). *Corbicula fluminea* causa a obstrução de encanamentos, canais, sistemas de refrigeração industriais e principalmente de hidrelétricas, assim causando prejuízos financeiros em manutenção, controle e recursos humanos que somam mais de US\$ 1 bilhão anuais. Populações bem estabelecidas interferem também na extração de recursos naturais, por exemplo, a areia de construção extraída de mananciais com a presença das conchas é de péssima qualidade, devido a rápida descalcificação da concha que prejudica a concretagem. Danos à saúde também podem ser ocasionados, uma vez que enquanto filtradores bioacumulam metais pesados que podem entrar na cadeia trófica através da predação de peixes utilizados para consumo e assim prejudicar a saúde humana. Adicionalmente, pode ser hospedeiro de parasitas cuja o homem é hospedeiro definitivo (Santos *et al.* 2012). Por outro lado atuam como reservatórios de vírus capazes de infectar humanos (e.g., vírus de influenza), porém reduzem a infectividade (Faust *et al.* 2009; Huyvaert *et al.* 2012).

Estes fatores ambientais, econômicos e sanitários ressaltam a importância de avaliações que tangem os impactos causados pela *Corbicula fluminea*. A sua atividade como engenheira ecossistêmica resulta em mudanças na dinâmica biogeoquímica e nas relações tróficas, portanto, mudanças nas interações bióticas e abióticas que direcionam o funcionamento dos ecossistemas, os recursos naturais e os serviços ecossistêmicos dos locais invadidos. Diante disto, um monitoramento com protocolo e modelos que avaliem os efeitos gerados é essencial. Para tanto é essencial fundamentar um levantamento integrado das características físicas e químicas (e.g., limnológicas) do ambiente aquático em questão, juntamente com os aspectos populacionais e biológicos de *C. fluminea*, a fim de estimar a ação desta espécie invasora sobre o ecossistema aquático local e inferir possivelmente sobre impactos ou mesmo serviços ecossistêmicos eventualmente gerados.

As populações de *C. fluminea* estão estabelecidas nas grandes regiões hidrográficas de todo território nacional, com as densidades variando de 200 ind. m⁻² a 5000 ind. m⁻² (Santos *et al.* 2012), portanto potencialmente mediam importantes funções ecológicas. No estado do Rio de Janeiro, o Rio Ribeirão das Lajes é o principal formador do Rio Guandu, a principal fonte de abastecimento de água para o município do Rio de Janeiro-RJ e região metropolitana (Baixada Fluminense). Entretanto, a maior parte do volume de água do Rio Ribeirão das Lajes provém de uma transposição de água do Rio Paraíba do Sul, via uma sequência de reservatórios de múltiplos usos, incluindo a geração de energia (Filho & Vettorazzi 2012a). Neste cenário, a bacia do Rio Guandu além de ter relevância estratégica social e econômica, apresenta populações de *C. fluminea* que dominam a região bentônica dos ambientes da Bacia do Rio Guandu (e.g., reservatório e riachos) (Miyahira *et al.* 2017; Branco *et al.* 2019). Todavia, apesar de todas estas importâncias, não há avaliações ecossistêmicas de seus impactos na região (Filho & Vettorazzi 2012b; Miyahira *et al.* 2017).

Portanto, ao passo que *Corbicula fluminea* é uma engenheira ecossistêmica com alta capacidade modular processo ecológicos e, conseqüente, a estrutura e função dos ambientes, nós propomos modelar o papel ecológico desta espécie, quantificando seu efeito funcional em termos de filtração e deposição de nutrientes. Avaliamos quantitativamente os aspectos populacionais (e.g., densidade) e dos indivíduos (e.g., biomassa, condição) para incorporar o efeito de fatores intrínsecos na modelagem. Adicionalmente, integramos dados de um monitoramento limnológico (e.g., carbono e temperatura na água) em nossa modelagem para incorporar a interferência dos fatores extrínsecos sobre os processos metabólicos de *C. fluminea*, a fim de dimensionarmos localmente o impacto ecológico desta espécie. Nós utilizamos um ecossistema de reservatório como modelo, devido à maior incidência e predominância local desta espécie nestes ambientes artificiais. Nesse sentido, a fim de fazer estimativas em escala de reservatório derivamos modelos de filtração, biodeposição e excreção com base em medições secundárias disponíveis na literatura com os nossos dados de monitoramento. Nós utilizamos uma abordagem híbrida combinando modelos empíricos (i.e., estatísticos) e modelos mecanicistas (i.e., matemáticos) para testar nossas hipóteses. Assim, usamos estes modelos para explorar o potencial impacto ecossistêmico de *Corbicula fluminea* em um ambiente neotropical. Frente ao exposto, compreender como populações invasoras de consumidores aquáticos podem modular os processos ecossistêmicos é essencial para entender onde estes são relevantes para questões de manejo e gestão de recursos naturais, considerando a importância econômica e sanitária destes ambientes.

Objetivos e hipóteses

O reservatório elencado para o estudo possui uma extensão longitudinal de 6 km com um baixo de tempo de retenção da água (ver métodos). Nós hipotetizamos que (i) as populações de *C. fluminea* exercem um efeito funcional ao longo do eixo longitudinal do lago, criando um gradiente na filtração de partículas e remineralização de nutrientes. As condições hidrológicas locais são guiadas pelo regime pluviométrico e temperatura (ver métodos). Como o verão é mais quente e chuvoso em relação ao inverno, há aumento da temperatura da água e de partículas que são lixiviadas para o sistema. Deste modo, considerando a TME e os modelo de ingestão de para filtradores, nos hipotetizamos que (ii) o efeito funcional absoluto da população no lago tenha uma diferença interanual entre verão e inverno. Portanto, esperamos que estes fatores espaciais e temporais afetem a magnitude do efeito ecossistêmico de *C. fluminea*.

Nosso objetivo principal neste trabalho é quantificar o efeito ecossistêmico (funcional) de *Corbicula fluminea* através dos processos de filtração, deposição e excreção a fim de elucidar o papel ecológico desta espécie invasora para o ecossistema em questão. Consideramos que para dimensionar o efeito funcional é necessário incorporar os fatores extrínsecos e intrínsecos que afetam os processos metabólicos e, por fim, a magnitude do impacto. Deste modo nossos objetivos específicos são: (a)

monitorar as variáveis limnológicas (e.g., temperatura e conteúdo de carbono na água) que afetam as taxas metabólicas para incorporamos estes fatores nas estimativas; (b) aferir a biometria da população para estimar os efeitos de filtração, biodeposição e excreção a partir destas; (c) avaliar os modelos de estimativa de biomassa mais apropriados (i.e., linear ou não linear) para *C. fluminea* no intuito estimar as taxas metabólicas de interesse com mais acurácia; e (d) avaliar a estrutura etária da população de *C. fluminea* em termos de tamanho corporal (i.e., comprimento da concha e biomassa) e tamanho da população, a fim de avaliar a nível populacional os impactos da filtração, biodeposição e excreção.

Metodologia

Área de estudo

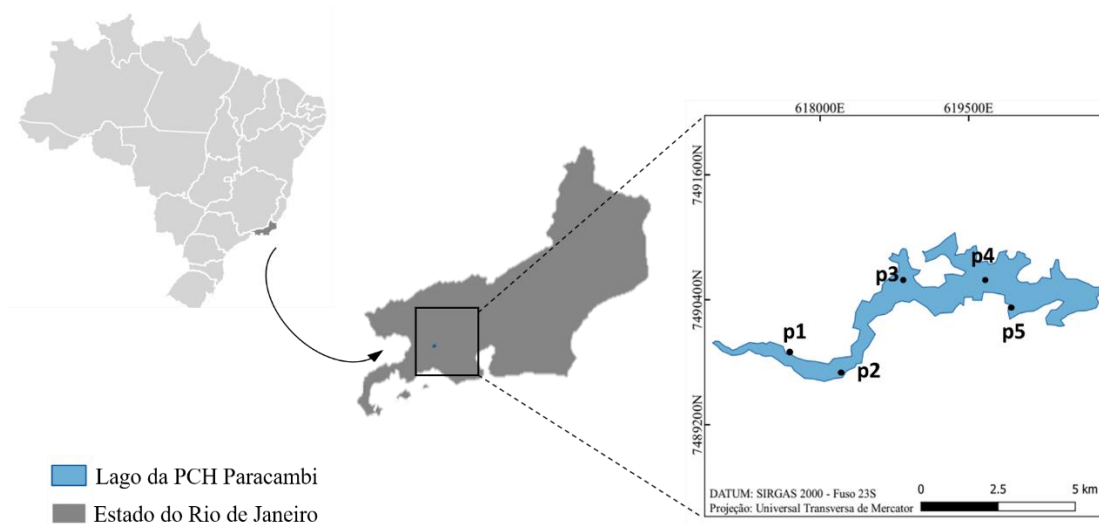


Figura 2. Mapa da área de estudo, o reservatório da Pequena Central Hidrelétrica de Paracambi (PCH Paracambi), com os pontos amostrados ao longo do eixo longitudinal do reservatório.



Figura 3. Representação esquemática do Complexo Lajes de reservatórios da Light. 1- Reservatório de Santa Branca, 2 – Usina Hidrelétrica de Santa Branca, 3- Reservatório de Tócos, 4- Reservatório de Lajes, 5 – Reservatório de Vigário, 6- Usina Elevatória de Vigário, 7 – Reservatório de Santana, 8 – Reservatório de Santa Cecília, 9 - Usina Elevatória de Santa Cecília, 10 - Usina Hidrelétrica Nilo Peçanha, 11- Usina Hidrelétrica Fontes Nova, 12- Reservatório Ponte Coberta, 13 - Usina Hidrelétrica de Fontes Velha, 14 - Usina Hidrelétrica de Pereira Passos, 15 - Pequena Central Hidrelétrica de Paracambi, 16 - Reservatório Ilha dos Pombos, 17 - usina Hidrelétrica de ilha dos Pombos. Adaptado de <http://www.light.com.br/grupo-light/Empresas-do-Grupo/light-energia.aspx>.

O reservatório da Pequena Central Hidrelétrica de Paracambi (PCH Paracambi) ($22^{\circ} 40' 17''$ S; $43^{\circ} 45' 18''$ W) forma um lago oligo-mesotrófico, localizado no Rio Ribeirão das Lajes que é o principal tributário da Bacia do Rio Guandu (3600 km^2) no Estado do Rio de Janeiro (figura 2-3). O maior volume de água aportado nesta bacia é oriundo da transposição de águas ($120 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) da bacia do Rio Paraíba do Sul. O Rio Guandu abastece a demanda operacional de usinas hidrelétricas e térmicas, industrial e também doméstica através da estação de tratamento de água (ETA-Guandu). O abastecimento é realizado para toda região metropolitana do Município do Rio de Janeiro. Devido ao desvio para a ETA-Guandu e ao fluxo operacional do empreendimento (de $50 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$), o fluxo e nível do Rio Ribeirão das Lajes são artificialmente mantidos (Molisani *et al.* 2006; Kelman 2015). A PCH Paracambi está localizada a 34,4 km à montante da área de captação da ETA-Guandu e compõe o Complexo Lajes da Light de usinas hidrelétricas (figura 3). O complexo inclui duas usinas elevatórias: Santa Cecília e Vigário, que viabilizam a transposição de parte das águas do Rio Paraíba do Sul para a Bacia do Rio Guandu e desta forma abastecem o Rio Ribeirão das Lajes na porção onde está localizado os reservatórios de Ponte Coberta, Pereira Passos e da PCH Paracambi.

De acordo com a classificação climática de Köppen a região é categorizada como Aw, com uma estação quente e chuvosa de dezembro a março (verão) e uma estação fria e seca de junho a agosto (inverno). As características hidrológicas na região são relacionadas com a sazonalidade devido a precipitação média maior no verão quando comparado ao inverno (Branco *et al.* 2009, 2019; Rocha *et al.* 2019). Nas últimas duas décadas, a precipitação mensal média na região foi de 99,2 mm com os meses de verão marcados pelo maior volume de chuva (figura 4a), a úmida relativa mensal do ar foi de 80 % e a temperatura mensal média (atmosférica compensada) foi de 23,7 °C. Em razão deste padrão pluviométrico na região, a manutenção do fluxo do Ribeirão das Lajes pelo complexo de reservatórios é mantida em maior nível no verão (34 m a.s.l.) e menor nível no inverno (32 m a.s.l.).

Nesse sentido, para observar a influência da sazonalidade no ambiente do reservatório realizamos as amostragens no inverno de 2019 (30/09/2019) e verão de 2020 (19/02/2020). Nestes períodos de amostragem, na área do reservatório, a precipitação obedeceu ao padrão esperado para a sazonalidade da região. O último evento de chuva, antes da campanha de verão, ocorreu quatro dias antes da amostragem (15 mm) (figura 4b). Os dados meteorológicos da região foram obtidos através da estação da Estação de Seropédica, próxima a área do reservatório, pelo Instituto Brasileiro de Meteorologia (INMET) e estão disponíveis em: <http://www.inmet.gov.br/>. Os dados de precipitação no lago da PCH Paracambi foram obtidos do pluviômetro localizado na área da barragem do reservatório, pela Agência Nacional de Águas (ANA) e estão disponíveis: <http://www.snirh.gov.br/hidroweb/serieshistoricas>.

O lago da PCH Paracambi possui uma área de 2,5 km² com baixo tempo retenção (< 1 dia). Apesar de ocupar uma área relativamente pequena, o reservatório possui uma extensão longitudinal de 6 km. Portanto, a fim de observar um eventual gradiente longitudinal das características ambientais e sobre a distribuição da população de *C. fluminea*, realizamos as coletas em cinco pontos (estações amostrais, figura 2) ao deste eixo longitudinal no sentido da área montante à barragem (figura 2). Os pontos p1 (22°41'22.44"S, 43°48'31.81"O) e p2 (22°41'27.16"S, 43°47'37.58"O) compreendem a trechos de remanso e estão localizados a montante do eixo do lago (figura 2 e 5). O ponto p3 (22°41'17.74"S, 43°46'46.79"O) está localizado na área de transição entre a porção mais lótica e lântica do lago (figura 2 e 5). O ponto p4 (22°41'7.43"S, 43°46'14.28"O) está localizado no meio do lago e p5 (22°41'12.00"S, 43°45'52.52"O) em um dos braços do reservatório (figura 2 e 5). O uso e ocupação do solo na área entorno do reservatório e pontos amostrais são caracterizados pela presença de residências, agricultura e pecuária, trechos de rodovia e de poucas porções com vegetação.

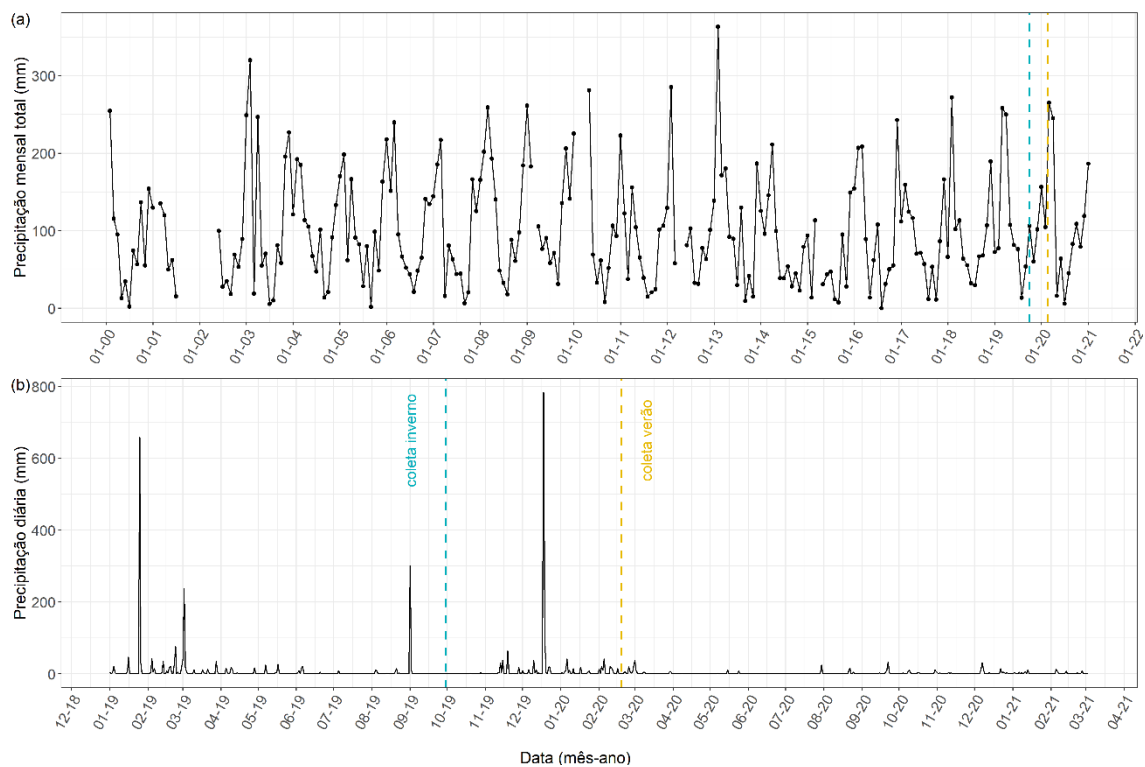


Figura 4. Variação temporal da precipitação mensal total na região da área de estudo (a) e precipitação diária no reservatório da PCH Paracambi durante o período de amostragem (b). Linhas traçadas indicam as amostragens (azul: coleta inverno; amarelo: coleta verão).



Figura 5. Fotos das estações ou pontos amostrais no reservatório da Pequena Centra Hidroelétrica de Paracambi (PCH Paracambi), em Paracambi-RJ, durante o inverno de 2019. Legenda: (a) P1, (b) P2, (c) P3, (d) P4, (e, f) P5. Fotos: Timothy Peter Moulton.

Coleta e triagem das amostras

Variáveis limnológicas

Na subsuperfície da região litorânea de cada ponto amostral ($\pm 0,5$ m) aferimos as variáveis físicas, químicas e biológicas. Com o auxílio de uma sonda multiparamétrica (YSI-6600V24) medimos o potencial hidrogeniônico (pH), a temperatura da água (T, °C), a concentração de oxigênio dissolvido (OD, mg L^{-1}), o total de sólidos dissolvidos (TDS, g L^{-1}), a turbidez (turb., NTU), o potencial redox (ORP, mV), a condutividade elétrica (cond., $\mu\text{S cm}^{-1}$), a clorofila *a* (chl *a*, $\mu\text{g L}^{-1}$) e a ficocianina de cianobactérias (BGA-PC, células ml^{-1} ; proxy para densidade). As variáveis de

transparência da água e profundidade medimos com o disco de Secchi (DS, m) e fita métrica, respectivamente.

Foram coletadas tréplicas de amostras da água para a análise de nutrientes no seston (e.g., carbono, nitrogênio e fósforo). Através de filtros de fibra de vidro (GF/F, Whatman), filtramos um volume conhecido para separar a fração dissolvida e particulada da amostra. Em laboratório analisamos as concentrações de carbono orgânico dissolvido (DOC), carbono orgânico particulado (POC), carbono orgânico (COrg.), inorgânico (CI), total (CT) e nitrogênio total (NT) através de combustão catalítica em alta temperatura no analisador de carbono total (TOC-LCPH) da Shimadzu. As amostras de fósforo foram congeladas à -30°C , até serem analisadas quanto a concentração de fósforo total (PT) e fósforo solúvel reativo (SRP) por meio da digestão com persulfato (APHA 2005). Adicionalmente coletamos amostras de água em casa amostragem ($n = 10$) para análise de íons. Os íons de amônio (NH_4^+), brometo (BrO_3^-), cálcio (Ca^{2+}), cloreto (Cl^-), fluoreto (F^-), lítio (Li^+), magnésio (Mg^{2+}), nitrato (NO_3^-), potássio (K^+), sódio (Na^+) e sulfato (SO_4^{2-}) nós determinamos em cromatógrafo ICS-1000 para cátions e ICS-2100 para ânions (Dionex Sunnyvale, CA).

Coleta de C. fluminea

Corbicula fluminea ocorre preferencialmente na região litorânea dos habitats invadidos (McMahon 2002; Bagatini & Benedito 2007; Mansur *et al.* 2012), portanto amostramos somente a zona bentônica litorânea em cada ponto elencado (figura 5). Para coletar os indivíduos de *C. fluminea*, utilizamos uma draga Ekman (área da draga $0,0225 \text{ m}^2$) e amostramos uma área cinco vezes maior (área amostrada $0,1125 \text{ m}^2$). Uma vez amostrado, triamos o sedimento no local com auxílio de uma peneira com malha de 1 mm a fim de separar os indivíduos do sedimento. Em sequência, os espécimes foram acondicionados em sacos plásticos com água do local e transportados para o laboratório do Núcleo de Estudos Limnológicos (NEL), na Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro.

Em laboratório mensuramos os indivíduos coletados quanto a variáveis biométricas de comprimento da concha (SL, mm; *shell length*), altura (SH, mm; *shell height*) e largura (SWI, mm; *shell width*) (Apêndice I, figura 27). Além destas, pesamos a massa em relação ao peso úmido total (TWM, g; *total wet mass*), peso úmido tecidual (STWM, g; *soft tissue wet mass*), peso úmido da concha (SHWM, g; *shell wet mass*), peso seco total (TDM, g; *total dry mass*), peso seco tecidual (STDm, g; *soft tissue dry mass*) e peso seco da concha (SHDM, g; *shell dry mass*). Com um paquímetro digital ($\pm 0,01 \text{ mm}$) aferimos as biometrias lineares e com o auxílio de instrumentos de dissecação, extraímos cuidadosamente as partes moles teciduais que foram pesadas em balança analítica ($\pm 0,0001 \text{ g}$). Tanto conchas como tecidos foram individualmente secos em estufa à 60°C durante 48 horas ou até peso constante.

Análises estatísticas e modelagem quantitativa dos dados

Realizamos todas as análises no software R (R Core Team 2020). Os pacotes utilizados para as análises, manipulação de dados e gráficos foram “dplyr” (Wickham *et al.* 2020), “tidyr” (Wickham 2020), “car” (Fox & Weisberg 2019), “ggpubr” (Kassambara 2020a), “ggplot2” (Wickham 2016), “ggfortify” (Tang *et al.* 2016; Horikoshi & Tang 2018) “MASS” (Venables & Ripley 2002), “rstatix” (Kassambara 2020b), “rstats” (Venables & Ripley 2002) e “nls2” (Grothendieck 2013). Para todos os modelos lineares, acessamos os pressupostos do modelos através da visualização gráfica (Logan 2009). Utilizamos a transformação logarítmica para atender os pressupostos de normalidade e de homogeneidade das variâncias, quando necessário. Para identificar as interações significativas (i.e., $P < 0.05$) aplicamos o teste *post hoc* de Tukey com múltiplas comparações.

Variáveis limnológicas

Para caracterizar o reservatório utilizamos a análise descritiva (i.e., médias e desvio padrão) das variáveis limnológicas. Aplicamos a análise permutacional multivariada de variância (PERMANOVA) para testar a existência de variação interanual das variáveis limnológicas entre as campanhas. Para realizar as permutações (999), baseadas na distância Euclidiana entre o centroide dos grupos, calculamos uma matriz de dissimilaridade a partir das variáveis limnológicas. Então, utilizamos a matriz como variável resposta e os dados coletados como variável preditora.

Para avaliar a diferença interanual no teor das formas de carbono ($n = 15$), teor de nitrogênio ($n = 15$), PT ($n = 5$) e SRP ($n = 5$) no lago, aplicamos a análise de variância (ANOVA). Para os dados de íons utilizamos a análise multivariada de variância (MANOVA) a fim de determinarmos diferença interanual, posteriormente aplicamos a ANOVA para identificar as espécies de íons que apresentaram variação.

Aspectos populacionais

Relação entre peso e comprimento e Índice de Condição de C. fluminea

Para a relação entre peso (e.g., peso úmido e seco das partes teciduais e conchas) e comprimento, separamos um conjunto de indivíduos para cada amostragem (verão, $n= 122$ e inverno, $n= 38$) e então utilizamos a análise de covariância (ANCOVA) adotando o \log_{10} peso seco como a variável dependente, o \log_{10} comprimento como covariável e a amostragem como variável categórica. Para assumir se há diferença da relação entre amostragem, consideramos que o termo de interação na ANCOVA deve ser significativo ($P < 0,05$). Na ausência de significância quanto a interação entre coletas, unimos o conjunto de dados para construir um modelo linear de predição que, posteriormente, foi avaliado quanto à adequação do erro.

Dado a alta quantidade indivíduos a serem mensurados (> 800 observações), estimamos a biomassa individual em termos de TWm, STWm, SHWm, TDM, STDM e SHDM a partir do comprimento. Ao passo que a medida de biomassa são importantes parâmetros para dimensionar as função e contribuição ecossistêmica de um organismo, avaliamos o melhor modelo para estima-la. Previamente a estimar as biometrias de massa, calculamos os coeficientes (e.g., intercepto [a], inclinação [b] e erro [σ^2]) em escala aritmética e logarítmica. Estes parâmetros foram gerados, respectivamente, a partir dos modelos de regressão não linear (RNL, Eq. 1) e linear (RL, Eq. 2) entre o comprimento da concha e as medidas de peso. Então, avaliamos a adequação do erro de cada modelo para os dados obtidos (i.e., se a estrutura do erro é aditiva ou multiplicativa) (Xiao *et al.* 2011).

$$Biomassa = a.SL^b . e^\varepsilon \text{ ou } \log(Biomassa) = \log(a) + \log(b).SL + \varepsilon \quad (1)$$

$$Biomassa = a.SL^b + \varepsilon \quad (2)$$

Avaliamos a qualidade do modelo estatístico aritmético (não linear) e log-transformado (linear) através do Critério de Informação de Akaike (AIC). Calculamos a probabilidade de distribuição normal e log-normal nos modelos com o erro aditivo e com o erro multiplicativo através das seguintes equações:

$$L_{norm} = \prod_{i=1}^n \left[\frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma_{RNL}^2}} \exp \left(-\frac{\left(y_i - a_{RNL} x_i^{b_{RNL}} \right)^2}{2\sigma_{RNL}^2} \right) \right] \quad (3)$$

$$L_{logn} = \prod_{i=1}^n \left[\frac{1}{y_i \sqrt{2\pi\sigma_{LR}^2}} \exp \left(-\frac{\left(\log(y_i) - \log(a_{RL} x_i^{b_{RL}}) \right)^2}{2\sigma_{RL}^2} \right) \right] \quad (4)$$

onde, n é o tamanho da amostra (e.g., número de indivíduos utilizados em cada regressão). O AIC para cada modelo foi computado através da equação:

$$AIC = 2k - 2 \log(L) + \frac{2k(k+1)}{n-k-1} \quad (5)$$

onde, k é número de parâmetros (i.e., $k = 3$) em cada modelo e L é a probabilidade correspondente a cada modelo (Burnham, Kenneth P., Anderson 2007; Xiao *et al.* 2011). Se a suposição de erro normal é: $AIC_{\text{norm}} - AIC_{\text{logn}} < -2$, o modelo elencado é o de RNL; ou se a suposição de erro log-normal é: $AIC_{\text{norm}} - AIC_{\text{logn}} > 2$, o modelo elencado é o de RL (Xiao et al 2011). Uma vez escolhido, acessamos a validade do modelo sobre os pressupostos estatístico de normalidade e homogeneidade das variâncias através de diagnóstico gráfico.

A fim de prever a biomassa individual utilizamos os coeficientes do modelo com a suposição de erro favorecida e aplicamos na relação potencial entre peso e comprimento (Biomassa = $a SL^b$). Avaliamos o ajuste do modelo para medida de peso seco (STMD), por esta ser a mais comumente e importante medida utilizada para estimar a excreção. Inspecionamos graficamente os resíduos do modelo de STDM elencado, a fim de observar o vício sistemático positivo ou negativo. Usamos uma função não linear para destacar e observar os padrões de vício através de modelos aditivos generalizados (GAMs). Elencamos o GAMs pela capacidade de ajustar dados não lineares. Cada medida biométrica de peso individual estimamos de acordo com os intervalos de confiança (95%) e corrigida pelo erro gerado no modelo

Índice de condição de Corbicula fluminea: variação espaço-temporal

Para avaliar a condição corporal de *C. fluminea* em cada período, utilizamos o Índice de Massa em Escala (*scaled mass index*, SMI) proposto por Peig & Green (2009) e computado pelo modelo:

$$SMI = W_i \left[\frac{L_0}{L_i} \right]^{\beta_{\text{sma}}} \quad (6)$$

onde, W_i e L_i são as medidas de peso e comprimento observadas em cada espécime (e.g., STDM e SL), L_0 é a medida de comprimento adequada em que os valores de SMI são padronizados (e.g., média ou mediana do SL da amostra; utilizamos a média) e β_{sma} é o coeficiente de inclinação da regressão do maior eixo padronizado (*Standardized Major Axis*, SMA) entre a relação da medida de peso e comprimento. Finalmente, o SMI é uma medida de peso (g) de um indivíduo i quando a medida de comprimento é padronizada pelo L_0 (i.e., o peso quando $SL = L_0$).

Para calcular o β_{sma} seguimos as recomendações descritas por Peig & Green (2009), contudo com modificações (Warton *et al.* 2012). Primeiro plotamos as biometrias de peso e comprimento

para identificar a presença de *outlier* que interferem na relação (Peig & Green, 2009). Quando estes foram presentes, logaritimizamos os dados e corrigimos o β_{sma} pelo método de estimativa M de Huber ao invés dos mínimos quadrados (e.g., ver “*Robust estimation*” em Warton et al 2012). Nós calculamos o β_{sma} para ambos os períodos de amostragem e testamos a diferença entre os coeficientes através do teste de chi-quadrado. Para computarmos a SMA utilizamos o pacote SMATR, contudo um processo alternativo para calcular o β_{sma} é dividir o coeficiente de inclinação da regressão de mínimos quadrados ordinários (OLS, β_{ols}) entre as mesmas biometrias pelo coeficiente de correlação de Pearson (r^2) (Peig & Green, 2009). Para verificar se há variação espaço temporal no SMI utilizamos a *two way* ANOVA, adotando as coletas como fatores. As interações foram identificadas através do teste de Tukey.

Estrutura etária da população

Em função de caracterizar a estrutura etária da população de *C. fluminea* no reservatório plotamos a distribuição de frequência do comprimento da concha. Através do critério de Sturges (1926) encontramos o intervalo de classes de tamanho adequado para os dados mensurados. Assumimos que o comprimento dos indivíduos em cada classe de tamanho era correspondente ao comprimento médio da classe (e.g., o conjunto de indivíduos entre 15 e 18 mm foram considerados como tendo 16,5 mm de comprimento) (Conroy *et al.* 2005). Classificamos a estrutura etária da população com base na distribuição de tamanho encontrado no reservatório, no entanto comparada com o modelo de crescimento de von Bertalanffy já calculado para *C. fluminea* (Cataldo & Boltovskoy 1998). Nesse contexto, assumimos que indivíduos com um ano de idade a variação de comprimento é de 15,3-22,4 mm, para dois anos: 23,5-27 mm e para três anos: 27,5-29,3 mm (Cataldo e Boltovskoy 1998). De maneira similar ao comprimento da concha calculamos a distribuição da frequência e média para o STD. Adicionalmente, calculamos e comparamos espaço e temporalmente as médias de todas as medidas biométricas através da *two way* ANOVA, adotando as coletas como fatores. As interações foram identificadas através do teste de Tukey.

Para calcular a densidade de indivíduos (indivíduos m^{-2}) em cada estação amostral dividimos a abundância de *C. fluminea* pela área amostrada. Para obter a biomassa por área ($g\ m^{-2}$) multiplicamos a biomassa individual mediana encontrada em cada ponto pela densidade de indivíduos. Utilizamos a mediana uma vez que os dados de peso seco apresentaram distribuição assimétrica negativa, portanto esta medida central representa melhor a amostra. No intuito de verificar a variabilidade espacial na biomassa ($n = 10$) e densidade ($n = 10$) no reservatório, comparamos as médias entre pontos através da ANOVA. Para verificar a variação interanual destes parâmetros em todo o reservatório comparamos a média de biomassa ($n = 5$) e densidade ($n = 5$) entre as amostragens através da ANOVA.

Estimativas para filtração e biodeposição

Para calcular a taxa de filtração individual (ml h^{-1}) utilizamos os dados de SL e aplicamos no modelo não linear (potencial): Taxa de filtração (TF) = $3,534 (\text{SL})^{1,723}$, publicado para *C. fluminea* (Lauritsen 1986). Nos selecionamos este modelo: (i) por ser tamanho-específico podemos ilustrar a potencial filtração individual e da população baseados nos nossos dados (e.g., SL individual e na distribuição de SL da população); ii) serem calculados para uma amplitude de comprimento (i.e., 8,3 a 27,2 mm) existente e bem representada no reservatório (ver resultados); e iii) utilizar algas que também ocorrem no reservatório (ver Branco et al 2019; observações pessoais). Ao passo que a temperatura é um fator importante para estimar as taxas de filtração (Vohmann et al. 2010; Pouil et al. 2021; Rollwagen-Bollens et al. 2021), combinamos o modelo de Lauritsen (1986) com uma função exponencial para avaliar e corrigir efeito da temperatura da água no reservatório sobre as taxas de filtração estimadas (Eq. 7). Para tanto, assumimos uma temperatura de referência ideal de filtração (i.e., 27 °C; Cerco and Noel 2007, 2010) que compreende a amplitude do modelo inicial (i.e., 8-30°C; Lauritsen 1986). Assim, geramos o seguinte modelo para calcular as taxas de filtração corrigidas para realidade do reservatório:

$$TF_{\text{corrigida}} = TF \cdot e^{-Ktg(T-T_{\text{ideal}})^2} \quad (7)$$

onde, TF é a filtração estimada pelo comprimento da concha, Ktg é o efeito da temperatura na filtração ($0,015 \text{ } ^\circ\text{C}^{-2}$), T é a temperatura observada na água do reservatório no ponto e momento em que os indivíduos foram amostrados, e T_{ideal} é a temperatura de filtração ideal para *C. fluminea* (Cerco & Noel 2007, 2010).

Utilizamos o SL médio encontrado em cada estação amostral para calcular a TF total. Aplicamos o SL médio no modelo corrigido e subsequentemente os valores estimados foram multiplicados pela abundância para obter a TF total da amostra (i.e., TF total da população). Nós adotamos o comprimento da concha médio para a estimativa ao passo que esta biometria apresentou distribuição normal. O processo para calcular a TF total (L h^{-1}) pode ser resumido pela seguinte equação:

$$TF_{\text{total}} = [TF(SL_{\text{médio}}) \cdot e^{-Ktg(T-T_{\text{ideal}})^2}] \cdot N \quad (8)$$

onde, $TF(x)$ é a taxa de filtração individual estimada em função do SL médio e N é a abundância de *C. fluminea* no ponto amostral.

Para ilustrar o impacto da filtração na coluna d'água por *C. fluminea* convertamos a taxa de filtração individual dada em [$\text{ml h}^{-1} \text{ indivíduo}^{-1}$] para [$\text{L h}^{-1} \text{ indivíduo}^{-1}$]. Estimamos o volume total

de água dentro do trecho amostrado (m^3 convertido para L) utilizando a profundidade observada (m) e área amostrada (m^2). Então dividimos o volume da coluna amostrada (L) pela taxa de filtração total ($L h^{-1}$) para estimar o tempo necessário para *C. fluminea* filtrar toda a coluna d'água em cada ponto.

A taxa de biodeposição pode ser representada a partir de um valor mínimo de filtração uma vez que todo o material biodepositado (i.e., egestado em fezes ou pseudofezes) é antes filtrado (Cercó & Noel 2007), portanto estimamos a taxa de biodeposição a partir da TF_{total} , assumindo que esta seja constante. O modelo proposto por Lauritsen (1986) estima uma filtração com ingestão total ao passo que não foi observada a formação de pseudofezes. Como o modelo empírico assume que todo o material filtrado ingerido é depositado na forma de fezes (i.e., parcialmente assimilado), para tornar o modelo mais realístico, incorporamos um termo de eficiência de assimilação ($0 < \alpha < 1$) para corrigir a taxa de biodeposição em função do desbalanço entre o material ingerido, assimilado e egestado. Nós adotamos um valor de eficiência ($\alpha = 0,75$) referente a assimilação de *C. fluminea* para fitoplâncton e matéria orgânica (Cercó & Noel 2010). Elencamos esta eficiência uma vez que a taxa de Lauritsen (1986) foi calculada pela depuração de espécies fitoplanctônicas (*Chlorella vulgaris*, *Ankistrodesmus* sp., *Scenedesmus* sp e *Cyclotella* sp) que também são espécies encontradas no reservatório e portanto compõe o estoque de carbono orgânico no seston. Diante disso, combinamos os dados do monitoramento limnológico espaço-temporal com a TF_{total} para ilustrar a capacidade translocação de matéria da coluna d'água para a região bentônica por *C. fluminea*. Então, elencamos os dados de carbono orgânico (COrg.; $g L^{-1}$) para avaliar o impacto na dinâmica de matéria orgânica. Calculamos a taxa de biodeposição para filtradores bentônicos conforme proposto por Cercó & Noel (2007) pela seguinte equação modificada:

$$TB = \frac{TF \cdot COrg \cdot \alpha}{A} \quad (9)$$

onde, TB é a taxa de biodeposição, COrg. é a concentração de carbono orgânico na coluna d'água e A é área em que os indivíduos de *C. fluminea* que realizam a biodeposição ocupam. Assim, a TB é expressa em [$g COrg. m^{-2} h^{-1}$]. Portanto, utilizamos a TB como um *proxy* para ilustrar quanto de carbono orgânico pelágico bruto é potencialmente transferido para os bentos por uma unidade de espaço e tempo.

Observamos graficamente os efeitos de filtração e biodeposição ao longo do eixo longitudinal amostrado para detectar algum padrão ou gradiente dos processos medidos entre coletas. A fim de observar diferença espacial no efeito de filtração e diferença interanual na taxa de filtração populacional ($n = 5$) e biodeposição de carbono ($n = 5$) utilizamos a ANOVA.

Estimativas para remineralização de nutrientes

Para calcular os produtos excretados individualmente (μmol de nutriente h^{-1}) utilizamos os dados de STDM e aplicamos nos modelos não lineares: $\text{NH}_3 = 0,167(\text{STDM})^{0,476}$ e $\text{PO}_4^{3-} = 0,06(\text{STDM})^{0,337}$, publicados para *C. fluminea* (Lauritsen & Mozley 1989). Nós elencamos estes modelos por: i) serem calculados para indivíduos submetidos à uma temperatura ($23\text{-}30^\circ\text{C}$) similar a observada no reservatório; ii) por serem peso-específicos podemos ilustrar a potencial excreção individual e a excreção total da população baseados nos nossos dados (e.g., STDM individual e na distribuição de STDM da população); e iii) por serem calculados em uma amplitude de classes de peso equivalente a observada reservatório. Por convenção e para comparar os nutrientes excretados com os dos nutrientes da água, convertemos as taxas de excreção individual para [$\mu\text{g hr}^{-1}$], multiplicando a taxa estimada pela massa molar (g mol^{-1}) do nutriente em questão para então expressar a excreção areal em [$\text{mg de nutriente hr}^{-1}$].

Nós combinamos as estimativas de amônio e fosfato excretados individualmente com os dados de densidade para modelar o potencial efeito no fluxo areal diário desses nutrientes (i.e., excreção populacional por área, μmol nutrientes $\text{m}^{-2} \text{h}^{-1}$) espaço e temporalmente. A taxa de excreção areal corresponde ao produto entre a taxa de excreção total (μmol nutrientes h^{-1}) e densidade (indivíduos m^{-2}) (Benstead *et al.* 2017). A partir disto para calcular a excreção areal utilizamos o STDM mediano, ao passo que a distribuição desta medida de peso apresentou assimetria negativa. Então, aplicamos o STDM mediano aos modelos peso-específicos proposto por Lauritsen & Mozley (1989) para estimar a excreção total. Subsequentemente os valores estimados foram multiplicados pela densidade para obter a taxa de excreção areal. O processo para calcular a excreção areal pode ser resumido pela seguinte equação:

$$E_a = [E(\text{STDM}_{\text{mediano}})].D \quad (10)$$

onde, $E(x)$ é a taxa de excreção estimada em função do peso seco tecidual mediano ($\text{STDM}_{\text{mediano}}$) e D é o valor de densidade.

Para comparar a concentração de nutrientes excretados com a concentração encontrada na coluna d'água calculamos a taxa de excreção volumétrica (E_v , mg nutrientes L^{-1}). A E_v descreve a adição de nutrientes dissolvidos na coluna d'água, assumindo uma mistura homogênea e nenhuma assimilação por produtores primários (Mc Intyre *et al.* 2008). Nesse sentido a excreção volumétrica é calculada pela equação:

$$E_v = \frac{(E_a \cdot A \cdot T)}{V} \quad (11)$$

onde, A (m^2) é a área do substrato onde os indivíduos foram amostrados, T (horas) é o tempo de retenção da água na coluna (24 horas) e V (L) é o volume da coluna d'água onde os indivíduos foram

coletados. Para o T assumimos que este intervalo é equivalente ao tempo de retenção do reservatório (~ 1 dia).

Nós comparamos a adição volumétrica total de amônio e fosfato pelas populações com as concentrações ambientais. Observamos graficamente os efeitos da adição por área e volume longo do eixo longitudinal amostrado para detectar padrão ou gradiente entre coletas. A fim de observar diferença entre inverno (n = 5) e verão (n = 5) utilizamos ANOVA. Nós também testamos a relação entre a adição volumétrica da população com as concentrações ambientais de nutrientes, para verificar se a excreção das populações está significativamente correlacionada com o estoque de nutrientes. Para tanto, utilizamos o método de correlação de Pearson.

Resultados

Variáveis limnológicas

Registramos concentração de OD, alcalinidade, concentração de cátions (i.e., NH_4^+ e Na^+), ânions (i.e., Cl^- , NO_3^- , SO_4^{2-}), concentração de SRP e PT, POC e o ORP maiores no inverno de 2019 (tabela 1). Constatamos a densidade de cianobactérias (BGA-PC), a concentração de chl *a*, temperatura, turbidez, SD, TDS, profundidade, condutividade, concentração de cátions (i.e., Ca^{2+} e K^+), concentração de NT, CT, CI, COrg. e DOC maiores no verão de 2020 (tabela 1). Através da PERMANOVA verificamos que as variáveis limnológicas foram significativamente diferentes entre inverno 2019 e verão 2020 (tabela 2; Pseudo- $F= 5,02$, $P < 0,01$). Isto sugere uma variação interanual nas condições limnológicas no reservatório da PCH Paracambi

Tabela 1. Médias e desvio padrão das características limnológicas no reservatório da Pequena Central Hidrelétrica de Paracambi (PCH Paracambi), Paracambi -RJ, Brasil.

Variável	Coletas			
	inverno 2019		verão 2020	
	média	desvio padrão	média	desvio padrão
Amônio (g L^{-1})	0,034	0,006	0,031	0,02
BGA-PC (células ml^{-1})	534,8	188	5333	7285
Cálcio (g L^{-1})	0,0878	0,0015	0,0885	0,0021
Chl <i>a</i> ($\mu\text{g L}^{-1}$)	1,98	0,41	3,4	1
Carbono inorgânico (mg L^{-1})	6,02	1,19	7,21	3,05
Cloreto (g L^{-1})	4,46	0,04	3,68	0,27
Carbono orgânico (mg L^{-1})	2,57	0,57	7,29	1,53
Condutividade (μcm^{-1})	71,38	0,47	88,4	20,7

Carbono total (mg L ⁻¹)	8,67	1,36	14,2	2,66
Carbono orgânico dissolvido (mg L ⁻¹)	1,77	0,33	7,07	0,81
Nitrato (g L ⁻¹)	4,01	0,1	1,95	0,92
Nitrogênio (mg L ⁻¹)	0,65	0,22	0,81	0,15
OD (mg L ⁻¹)	7,4	0,34	6	0,8
ORP(mV)	165,08	10,9	149,72	61
pH	7,48	0,5	5,81	0,97
Carbono orgânico particulado (mg L ⁻¹)	0,8	0,78	0,24	1,24
Potássio (g L ⁻¹)	2,51	0,1	2,8	0,34
Profund. (m)	0,46	0,09	0,76	0,32
PT (mg L ⁻¹)	0,19	0,19	0,08	0,02
Secchi	0,46	0,09	0,46	0,17
Sódio (g L ⁻¹)	7,33	0,16	6,54	1,24
SRP(mg L ⁻¹)	0,047	0,03	0,035	0,01
Sulfato (g L ⁻¹)	4,98	0,14	4,01	0,69
TDS (g L ⁻¹)	0,05	0,001	0,05	0,013
Temp.(°C)	23,1	0,47	28,3	1,42
Turbidez (NTU)	1,36	0,84	52,02	20,1

Tabela 2. Resultados da análise permutacional multivariada de variância (PERMANOVA) utilizando a dissimilaridade (distância euclidiana) entre coletas usando dados das estações de inverno e verão.

Fator interanual	d.f	Sum SQ	R ²	Pseudo-F	<i>P</i>
coleta	1	90,25	0,38	5,02	0,006
resíduos	8	143,74	0,61		
total	9	234	1		

d.f: graus de liberdade; SUM SQ: soma dos quadrados; Pseudo -F: valor de F por permutação; *P*: valor de significância por permutação; **negrito**: valores significativos

Carbono no seston

As concentrações de CT atingiram mínimos e máximos de 7.534 µg L⁻¹ a 17.090 µg L⁻¹ e de 11.611 µg L⁻¹ e 18.473 µg L⁻¹, respectivamente no inverno de 2019 e verão de 2020. Em ambas as amostragens notamos a tendência da redução das concentrações de CT ao longo do eixo longitudinal do reservatório. Em ambas as amostragens observamos o maior teor de CT na estação amostral p1

(figura 6a). As concentrações tendem a aumentar durante o verão de 2020. Nós observamos o teor de CT significativamente maior no verão de 2020 ($P < 0,0001$; Apêndice I: tabela 3), com um aumento de 63% no teor médio de CT para todo o reservatório (figura 7a).

As concentrações CI atingiram mínimos e máximos de $8.135 \mu\text{g L}^{-1}$ a $5.377 \mu\text{g L}^{-1}$ e de $12.547 \mu\text{g L}^{-1}$ e $5.230 \mu\text{g L}^{-1}$, respectivamente no inverno de 2019 e verão de 2020. O teor foi relativamente permanece relativamente estável ao longo do eixo amostrado (figura 6b), com concentrações maiores na estação amostral p1 (figura 6b). Em ambas as amostragens observamos o maior teor na estação amostral p1, com um padrão de decaimento no ponto seguinte (p2) e estabilização ao longo do eixo longitudinal do reservatório (figura 6b). Nós observamos teor de CI significativamente maior no verão de 2020 ($P < 0,05$, Apêndice I: tabela 3), o que representa um aumento de 20% no teor médio para todo o reservatório (figura 7b).

As concentrações de COrg. atingiram mínimos e máximos de $1.989 \mu\text{g L}^{-1}$ a $3.221 \mu\text{g L}^{-1}$ e de $5.880 \mu\text{g L}^{-1}$ e $9.608 \mu\text{g L}^{-1}$, respectivamente no inverno de 2019 e verão de 2020 (figura 6c). As concentrações de COrg. tendem a decair ao longo do eixo longitudinal amostral, bem como aumentar no verão de 2020. Em geral observamos teor de COrg. significativamente maior no verão de 2020 ($P < 0,0001$; Apêndice I: tabela 3), com um aumento de 183,31% no teor médio para todo o reservatório (figura 7c).

As concentrações de DOC atingiram mínimos e máximos de $1.234 \mu\text{g L}^{-1}$ a $2.111 \mu\text{g L}^{-1}$ e de $5.719 \mu\text{g L}^{-1}$ e $7.727 \mu\text{g L}^{-1}$, respectivamente no inverno de 2019 e verão de 2020 (figura 8a). As concentrações de DOC foram relativamente estáveis ao longo do eixo amostrado em ambas as coletas, com pontuais quedas nos pontos amostrais p3 e p4. O teor de DOC foi significativamente maior no verão de 2020 ($P < 0,0001$, tabela3) (figura 7d), onde observamos um aumento de 298.3% no teor médio para todo o reservatório (figura 7d).

As concentrações de POC atingiram mínimos e máximos de $946 \mu\text{g L}^{-1}$ a $2.330 \mu\text{g L}^{-1}$ e de $257 \mu\text{g L}^{-1}$ e $2.822 \mu\text{g L}^{-1}$, respectivamente no inverno de 2019 e verão de 2020 (figura 8b). Observamos tendência de aumento do POC ao longo do eixo amostrado durante o inverno de 2019. Contrariamente, notamos tendência de redução das concentrações ao longo do eixo durante o verão de 2020. Não observamos diferença interanual significativa no teor de POC para todo o reservatório ($P = 0,55$, Apêndice I: tabela 3; figura 7e).

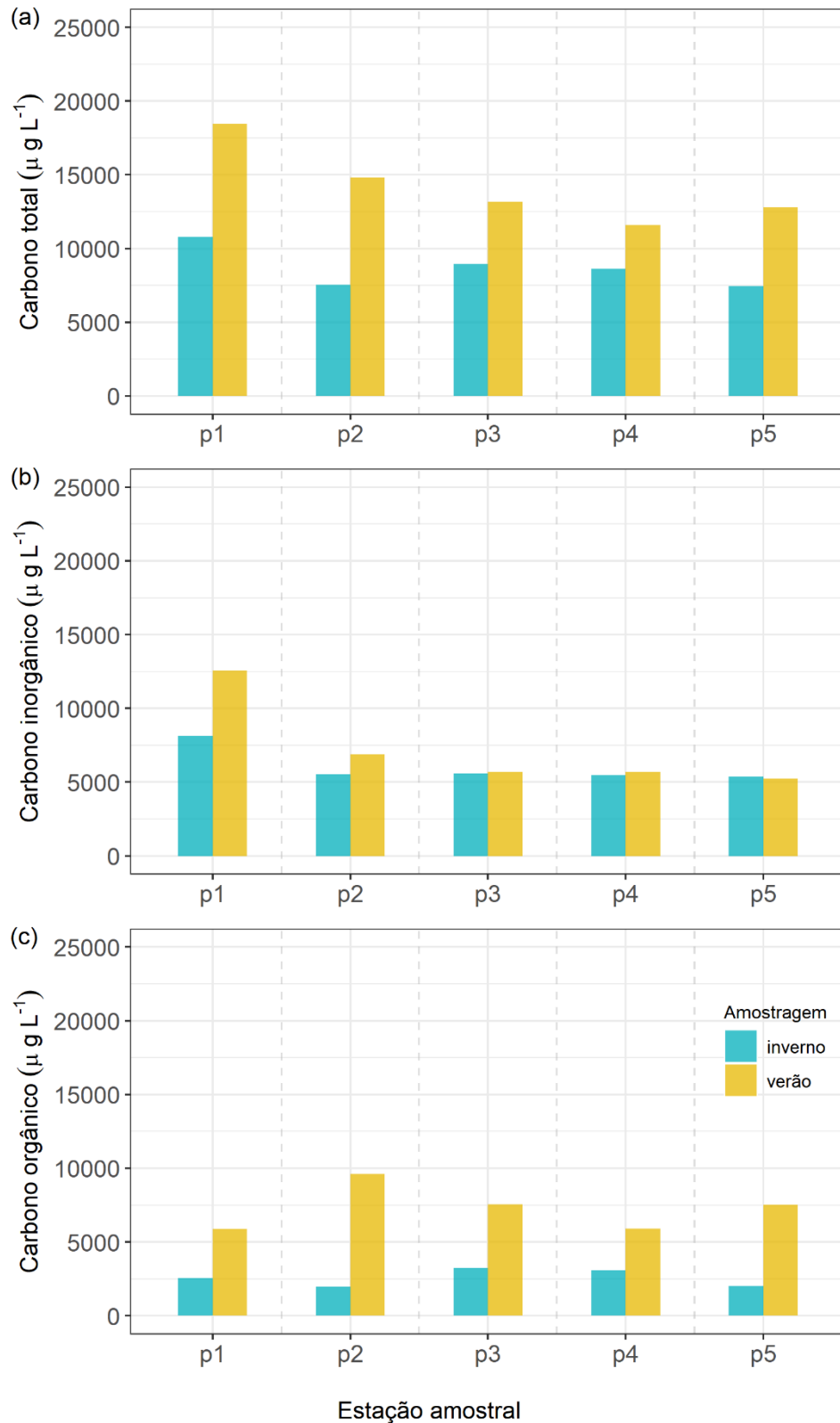


Figura 6. Concentração de carbono presente no seston em cada estação amostral no reservatório da Pequena Central Hidroelétrica de Paracambi (PCH Paracambi), Paracambi-RJ, Brasil, para o inverno de 2019 e verão de 2020.

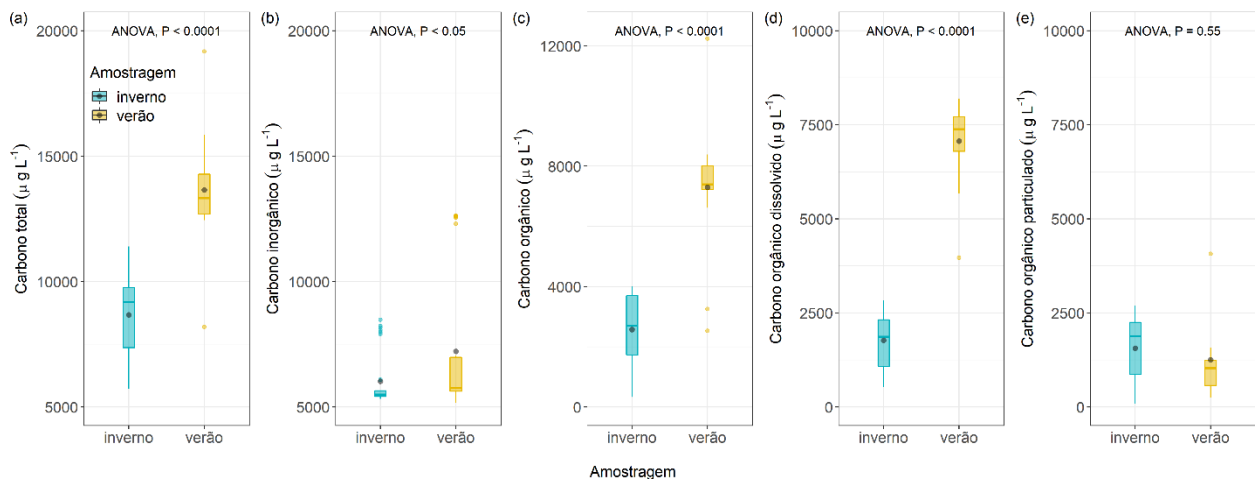


Figura 7. Variação interanual (inverno de 2019 e verão 2020) do teor das espécies de carbono no lago do reservatório da Pequena Central Hidroelétrica de Paracambi, Paracambi -RJ, Brasil.

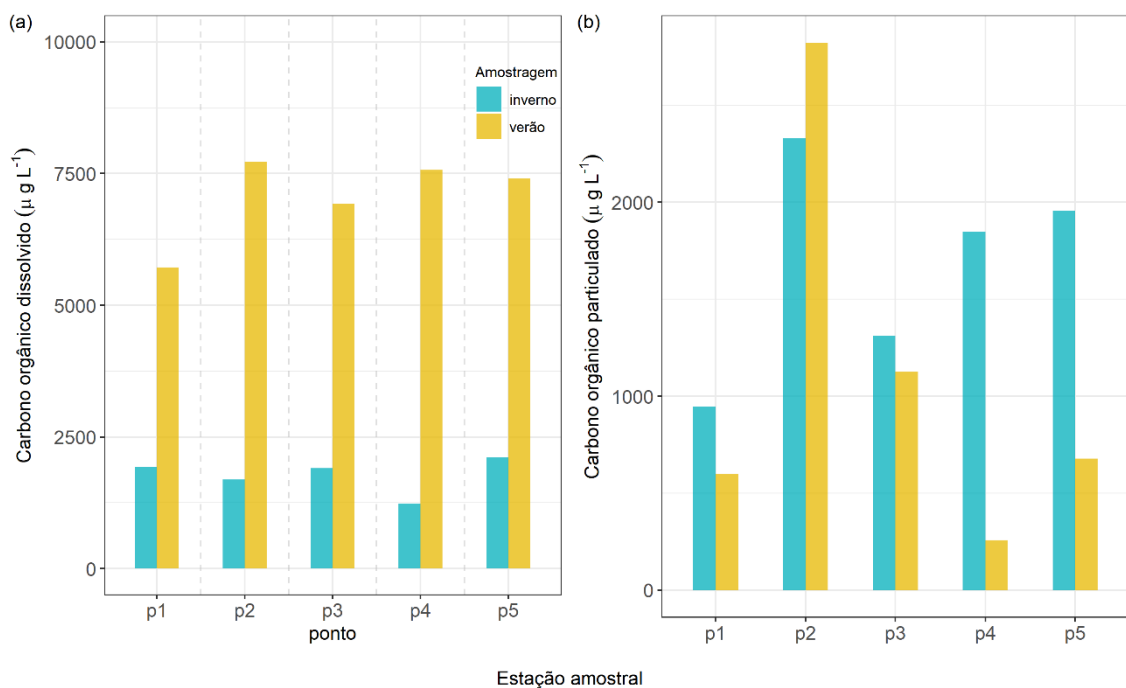


Figura 8. Concentração do conteúdo de carbono orgânico dissolvido (DOC) e particulado (POC) presente na água em cada estação amostral no reservatório da Pequena Central Hidroelétrica de Paracambi (PCH Paracambi), Paracambi-RJ, Brasil, para o inverno de 2019 e verão de 2020.

Nutrientes e íons

As concentrações de NT atingiram mínimo e máximo de $331 \mu\text{g L}^{-1}$ a $916 \mu\text{g L}^{-1}$ e de tendem a aumentar $594 \mu\text{g L}^{-1}$ e $947 \mu\text{g L}^{-1}$, respectivamente no inverno de 2019 e verão de 2020. Observamos uma tendência de aumento no teor médio de NT ao longo do eixo longitudinal em ambas

as amostragens (figura 9a). A concentração de NT tende a aumentar durante o verão de 2020, contudo este aumento não é significativo (figura 10a; Apêndice I: tabela 3)

As concentrações de PT atingiram mínimo e máximo de $26,7 \mu\text{g L}^{-1}$ a $400 \mu\text{g L}^{-1}$ e de $57,8 \mu\text{g L}^{-1}$ a $105 \mu\text{g L}^{-1}$, respectivamente no inverno de 2019 e verão de 2020. Observamos uma tendência de aumento na concentração de PT ao longo do eixo longitudinal em ambas as amostragens (figura 9a). Houve queda da concentração de PT na água do lago para o verão de 2020, o que indica diluição das concentrações. Todavia, não registramos variação significativa (figura 10b; Apêndice I: tabela 3).

As concentrações de SRP atingiram mínimo e máximo de $14,9 \mu\text{g L}^{-1}$ a $73,4 \mu\text{g L}^{-1}$ e $25,3 \mu\text{g L}^{-1}$ e $47,4 \mu\text{g L}^{-1}$, respectivamente no inverno de 2019 e verão de 2020. As concentrações de SRP tenderam a aumentar ao longo do eixo longitudinal do reservatório em ambas as amostragens (figura 9c) Assim como para PT, observamos tendência de queda na concentração de SRP no lago para o verão, no entanto não houve variação significativa (figura 10c; Apêndice I: tabela 3)

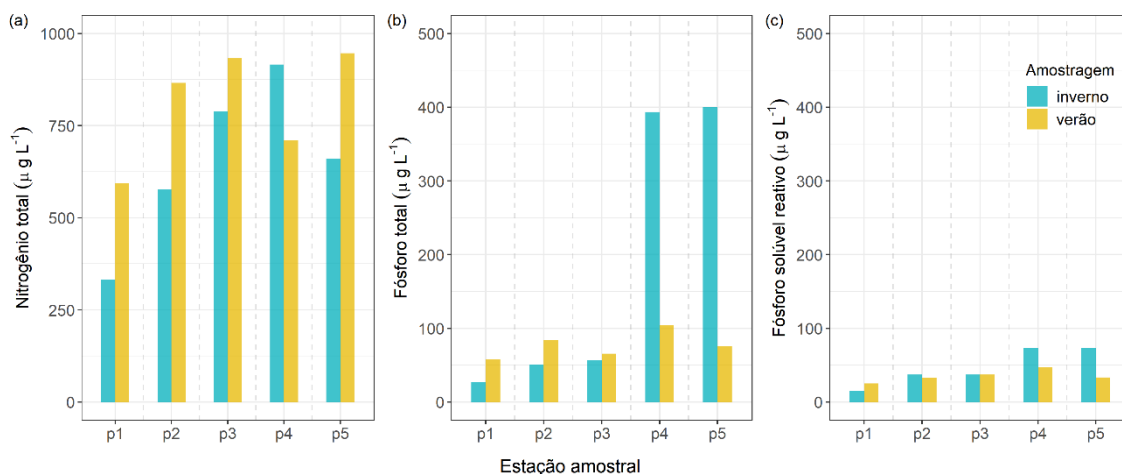


Figura 9. Concentração do teor de nitrogênio total, fósforo total e fósforo solúvel reativo em cada estação amostral no reservatório da Pequena Central Hidroelétrica de Paracambi-RJ, Brasil durante o inverno de 2019 e verão de 2020.

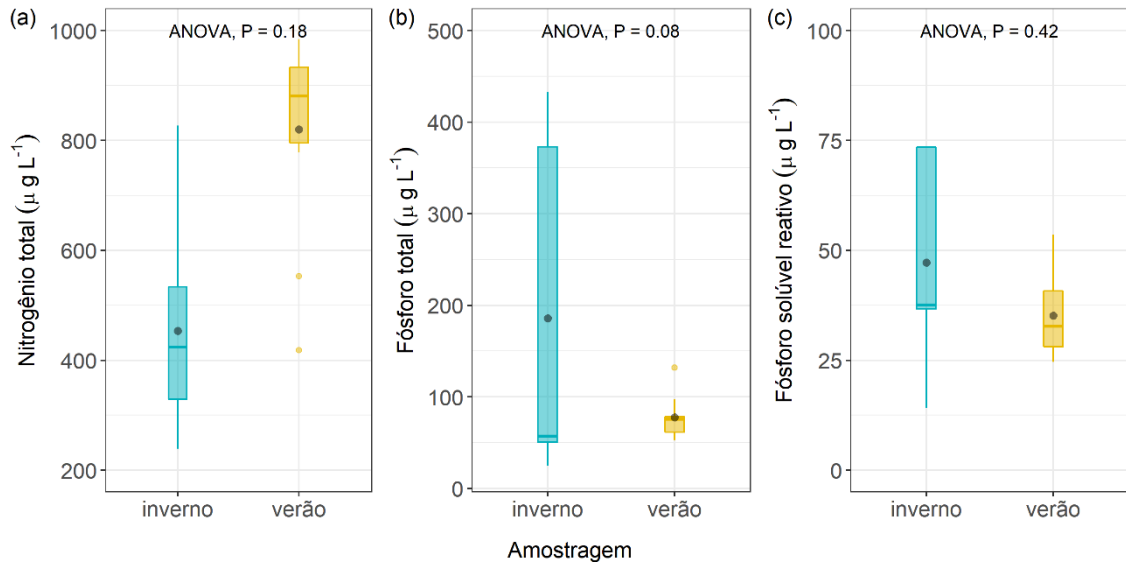


Figura 10. Variação interanual do teor de nutrientes no lago da Pequena Central Hidroelétrica de Paracambi-RJ, Brasil. Pontos cinzas indicam a média.

A concentração de íons foram estáveis ao longo do eixo amostrado e estas tendem a diminuir no verão de 2020, o que indica um padrão de diluição (figura 11, 12; Apêndice I). De forma geral, conforme indicado pela MANOVA, registramos variação interanual na concentração de íons ($P < 0,0001$, tabela 4). Não observamos diferença interanual significativas apenas para lítio (ANOVA, $F_{1,14} = 2,8$; $P = 0,11$), amônio (ANOVA, $F_{1,14} = 1,9$; $P = 0,17$) e cálcio (ANOVA, $F_{1,14} = 0,68$; $P = 0,4$).

Tabela 4. Análise multivariada de variância (MANOVA) avaliando a diferença espacial (ponto) e sazonal (coleta) das concentrações de espécies iônicas lago da Pequena Central Hidroelétrica de Paracambi-RJ, Brasil.

Fator	Df	Pillai	F	P
Intercept	1	0.99	144737.6	2.66E-08
coleta	1	0.99	615.91	9.58E-05
Residuals	14			

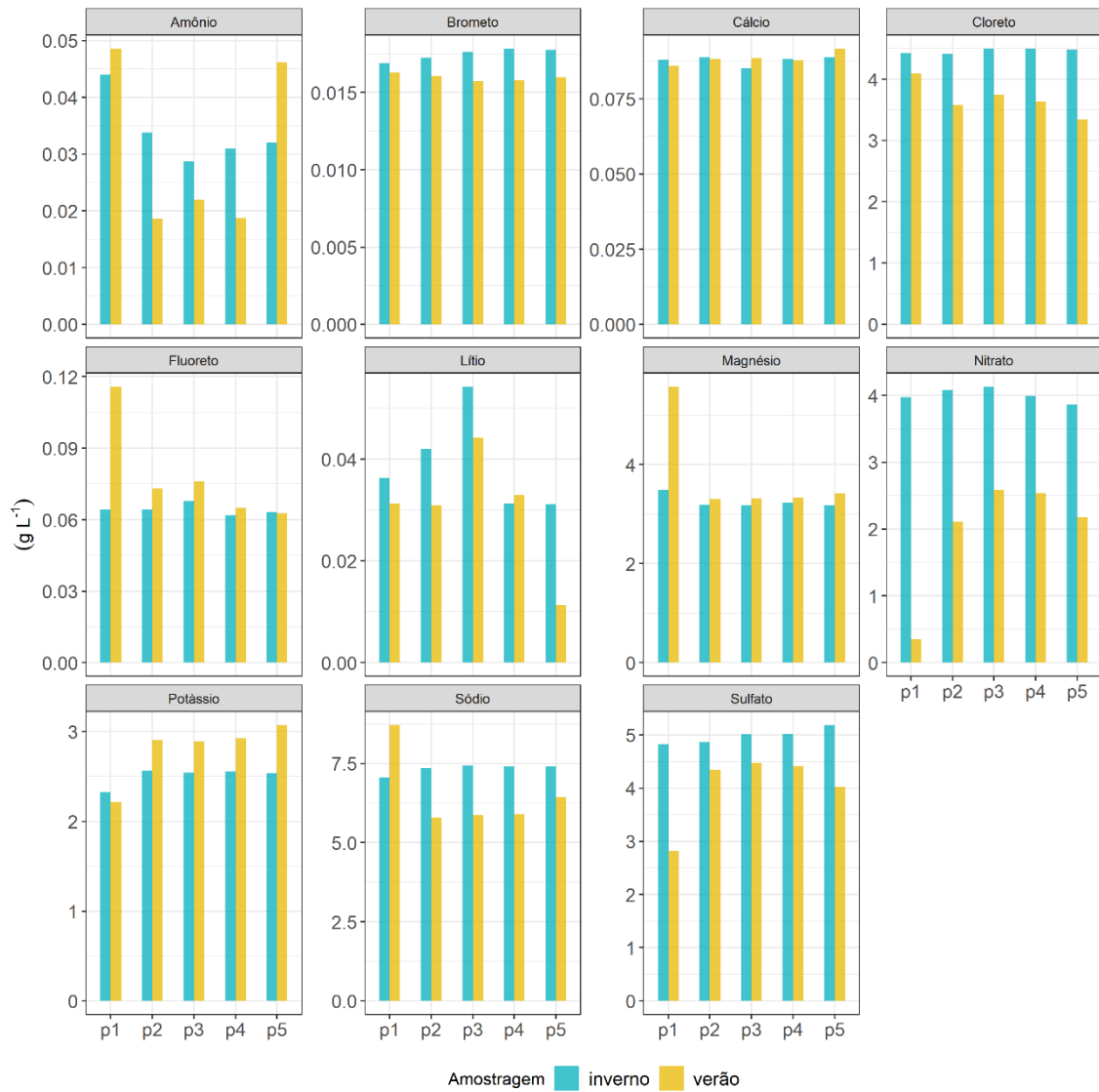


Figura 11. Concentração de íons em cada estação amostral no reservatório da Pequena Central Hidroelétrica de Paracambi-RJ, Brasil durante o inverno de 2019 e verão de 2020.

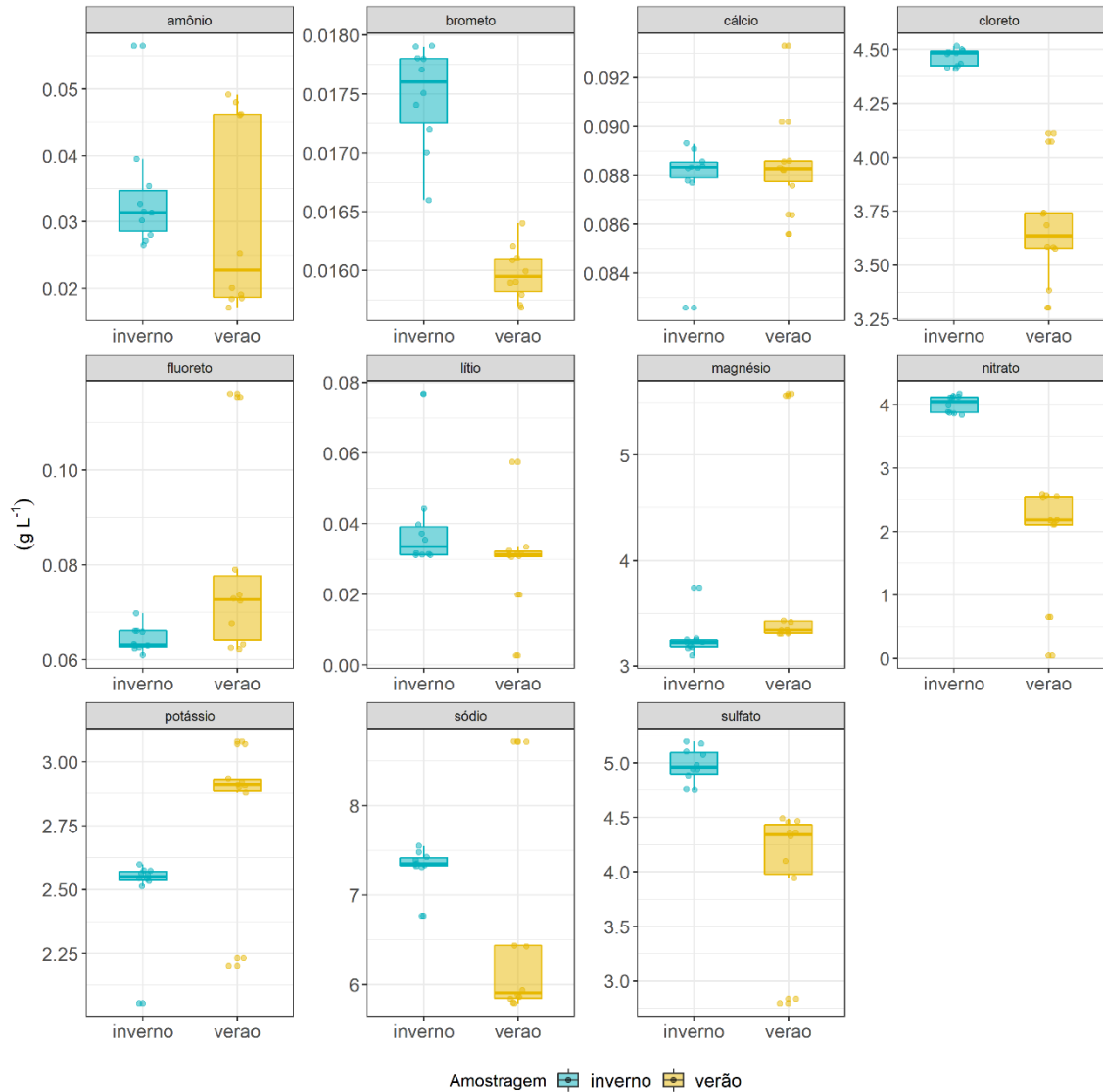


Figura 12. Variação interanual das espécies de íons no lago da Pequena Central Hidroelétrica de Paracambi-RJ, Brasil.

População de *Corbicula fluminea*

Modelos para medidas de massa

O \log_{10} TWM (peso total úmido; figura 13a) e \log_{10} STWM (figura 13b) aumentam linear e significativamente de acordo com o \log_{10} SL ($r^2_{\text{TWM}} = 0,90$, $P_{\text{STDM}} < 0,0001$; $r^2_{\text{STWM}} = 0,89$, $P_{\text{STDM}} < 0,0001$), contudo não observamos variação sazonal para o crescimento destas medidas de peso (ANCOVA_{TWM}, $F_{1,91} = 0,55$; $P < 0,46$; ANCOVA_{STWM}, $F_{1,91} = 0,14$; $P < 0,7$; tabela 5). Portanto combinamos as observações de ambos os períodos para construir um único modelo para o TWM ($n = 96$), STWM ($n = 96$) (tabela 6).

O \log_{10} SHWW aumenta significativamente de acordo com o \log_{10} SL (inverno: $r^2 = 0,95$, $P < 0,0001$; verão: $r^2 = 0,93$, $P < 0,0001$) (figura 13c), contudo a interação significativa entre as

amostragens (ANCOVA, $F_{1,92} = 5,02$; $P = 0,02$; tabela 5) indica que o aumento do SHWW em função do SL ocorre de modo diferente entre coletas. Para indivíduos menores (< 20 mm) coletados no verão 2020 o SHWW é maior quando comparado ao inverno 2019 (figura 13c). Para os indivíduos maiores (> 20 mm) o oposto foi observado, onde o SHWW é maior no inverno de 2019 (figura 13c). Deste modo, nós avaliamos e utilizamos os modelos separadamente (tabela 6).

O \log_{10} STDM (figura 13d), \log_{10} SHDM (figura 13e) e \log_{10} TDM (figura 13.f) aumentam linear e significativamente de acordo com o \log_{10} SL ($r^2_{STDM} = 0,93$, $P_{STDM} < 0,0001$; $r^2_{SHDM} = 0,95$, $P < 0,000$; $r^2_{TDM} = 0,95$, $P < 0,0001$), contudo não observamos variação sazonal para o crescimento destas medida de peso (ANCOVA_{STDM}, $F_{1,117} = 1,1$, $P = 0,3$; ANCOVA_{SHDM}, $F_{1,105} = 1,24$, $P = 0,26$; ANCOVA_{TDM}, $F_{1,105} = 1,07$, $P = 0,3$; tabela 5). Portanto combinamos as observações de ambos os períodos para construir um único modelo para o STDM ($n = 121$), SHDM ($n = 110$) e TDM ($n = 109$) (tabela 6).

Tabela 5. Resultados da análise de covariância (ANCOVA) entre o \log_{10} comprimento da concha e \log_{10} medidas de massa individual de *Corbicula fluminea*.

Variável	Fator	Sum Sq	Df	F value	P
TWM	log SL	33.63	1.00	1145.9	0.00
	coleta	0.001	1.00	0.05	0.83
	log SL : coleta	0.016	1.00	0.55	0.46
	Residuals	2.70	92.00		
SHWM	log SL	40.64	1.00	922.07	0.00
	coleta	0.22	1.00	5.02	0.03
	log SL : coleta	0.22	1.00	5.02	0.03
	Residuals	4.05	92.00		
STWM	log SL	26,75	1.00	724.47	0.00
	coleta	0,004	1.00	0.12	0.72
	log SL : coleta	0,005	1.00	0.15	0.70
	Residuals	3.40	92.00		
STDM	log SL	130.89	1.00	1574.14	0.00
	coleta	0.09	1.00	1.10	0.30
	log SL : coleta	0.00	1.00	0.00	0.97
	Residuals	9.73	117.00		
SHDM	log SL	113.61	1.00	2215.69	0.00
	coleta	0.06	1.00	1.25	0.27
	log SL : coleta	0.06	1.00	1.27	0.26
	Residuals	5.38	105.00		
TDM	log SL	60.82	1.00	2072.27	0.00
	coleta	3.06	1.00	104.42	0.3
	log SL : coleta	0.02	1.00	0.55	0.46
	Residuals	2.70	92.00		

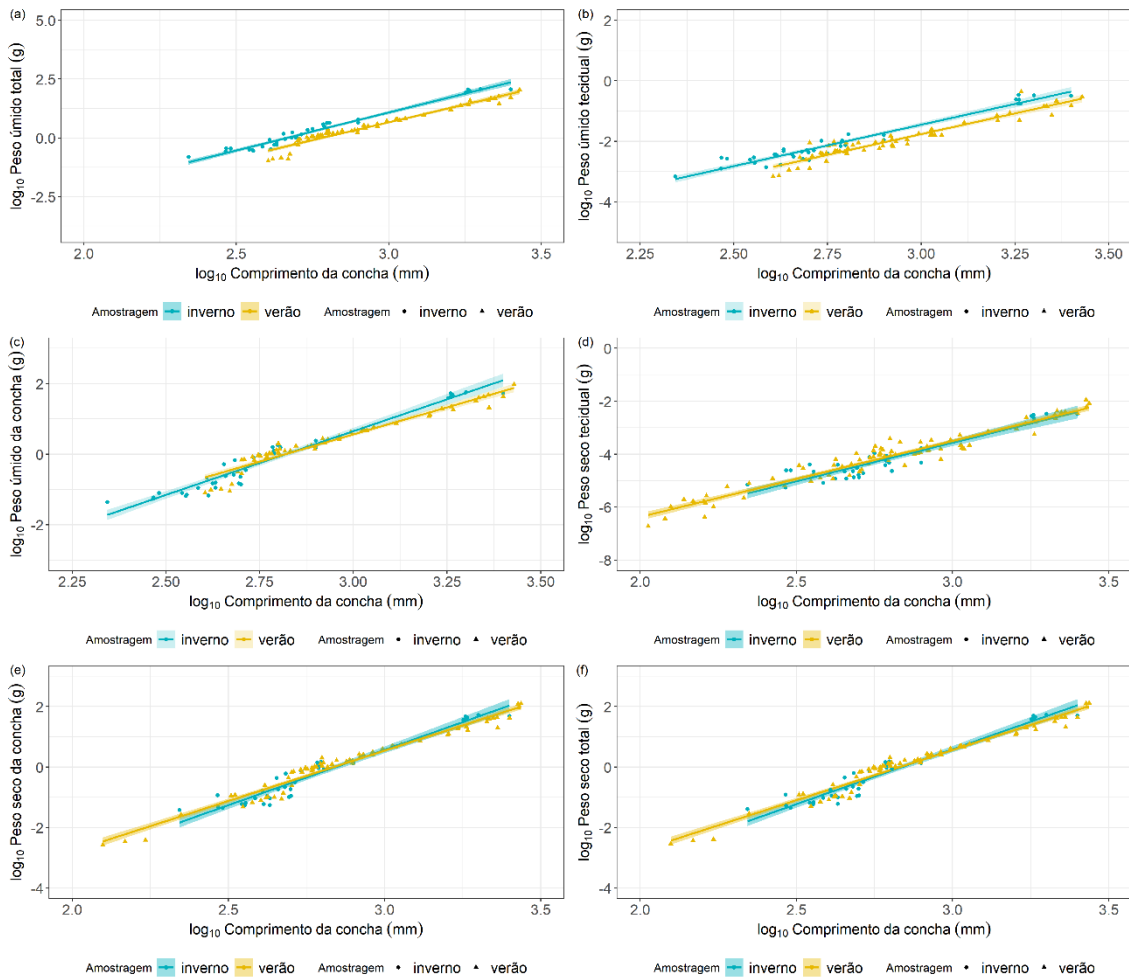


Figura 13. Regressão linear entre \log_{10} medidas de massa úmida e seca e \log_{10} comprimento da concha dos espécimes de *Corbicula fluminea* coletados no inverno de 2019 e verão 2020 no reservatório da Pequena Central Hidroelétrica (PCH) de Paracambi, Rio de Janeiro-RJ, Brasil.

Estrutura do erro e coeficientes dos modelos elencados

Os modelos com erro estrutural multiplicativo (Eq. 1) possuem os melhores ajustes para todas as medidas de peso que compõem o nosso conjunto de dados, portanto os nossos resultados são baseados nos coeficientes deste modelo (tabela 6; figura 14a). Para a biomassa tecidual seca (STDm), o modelo elencado foi bem adaptado para os indivíduos menores (e.g., < 15 mm) (figura 14b). Por outro lado, o modelo tende a sobrestimar os indivíduos entre 20 mm e 30 mm de comprimento (figura 14b).

Tabela 6. Equações de comprimento-massa (Biomassa = $a SL^b$, onde a Biomassa é a massa seca ou úmida [g], SL o comprimento da concha [mm] e a e b são constantes) para *Corbicula fluminea*. As constantes a e b são baseadas na relação linear (RL, log-log) com erro estrutural multiplicativo (Eq. 1). CI: intervalo de confiança; min. e máx.: amplitude de comprimento da concha; FC: fator de correção; e n : número de indivíduos mensurados.

Biomassa	Coleta	a	a 95% CI		b	b 95% CI		FC	r^2	min.	máx.	n
TWM	ambas	0,00035	-8,51	± -7,42	3,38	3,24	± 3,52	1,09	0,90	10,42	37,85	96
STWM	ambas	0,00007	-10,07	± -8,99	2,63	2,44	± 2,81	1,09	0,89	10,42	37,85	96
SHWM	inverno	0,000059	-10,49	± -8,99	3,45	3,18	± 3,71	1,13	0,96	10,42	37,85	38
SHWM	verão	0,000172	-9,30	± -8,03	3,08	2,86	± 3,29	1,10	0,90	13,52	30,84	58
STDM	ambas	0,000004	-12,79	± -11,97	2,96	2,81	± 3,10	1,15	0,93	8,15	37,85	109
SHDW	ambas	0,000064	-10,07	± -9,25	3,40	3,26	± 3,54	1,12	0,95	8,15	37,85	110
TDM	ambas	0,000068	-9,99	± -9,20	3,38	3,24	± 3,52	1,14	0,96	6,54	37,85	109

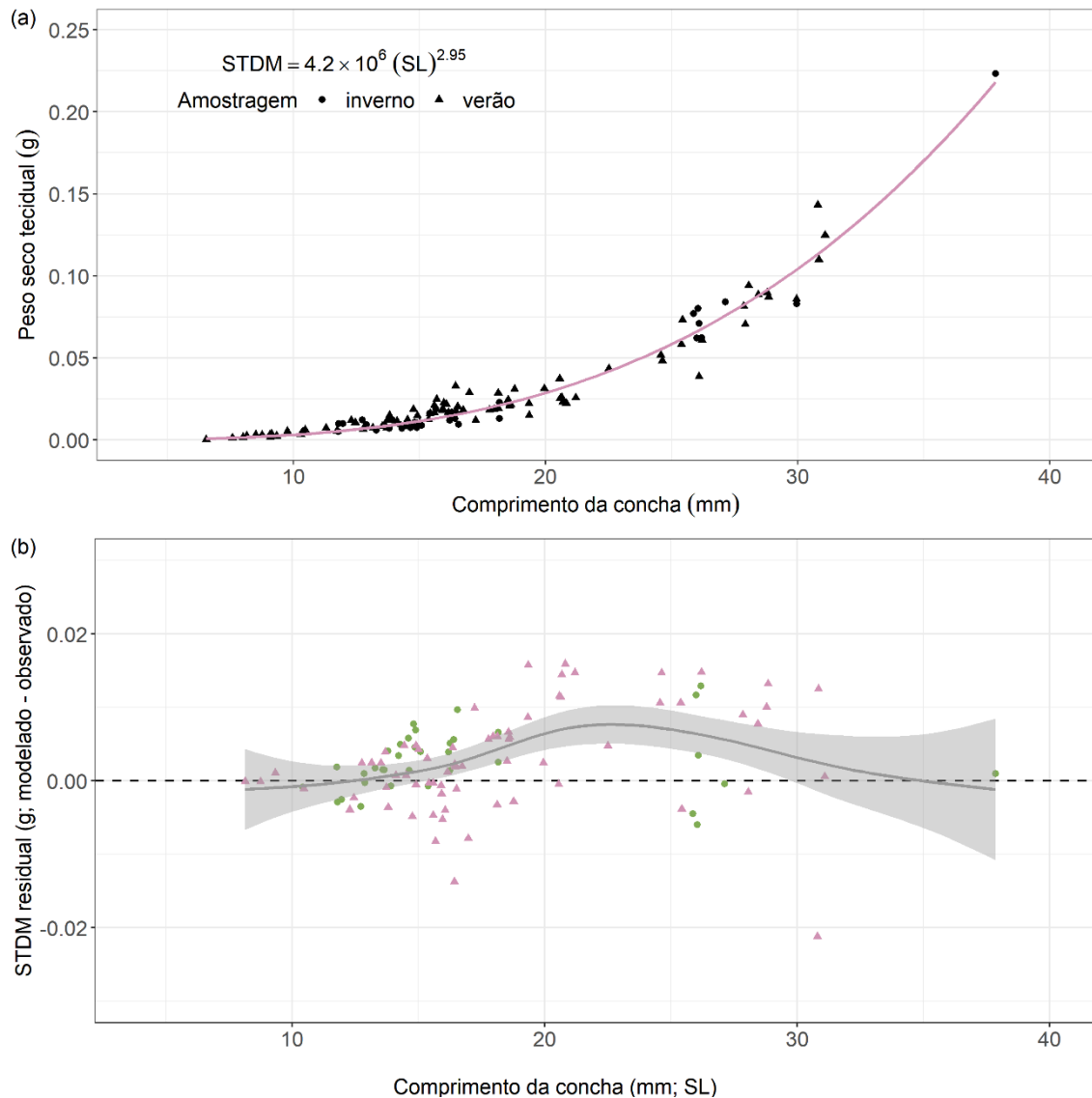


Figura 14. Relação entre comprimento da concha (SL) e peso seco tecidual (STDM) de *Corbicula fluminea* (a), utilizados para estimar a biomassa (peso seco, STDM) dos indivíduos. Tendência residual de STDM (b), gerada a partir do modelo aditivo generalizado (GAM) que padroniza a média dos resíduos em toda a gama de comprimentos para o conjunto de dados. A faixa cinza representa intervalos de confiança de 95%.

Estrutura da população

A distribuição das classes de tamanho médio para a população de *C. fluminea* no reservatório atingiu amplitude de 4,97 a 31,25 mm, com a prevalência do comprimento médio (\pm desvio padrão) de 14,27 mm \pm 3,44 mm no inverno de 2019 e de 15,46 mm \pm 3,2 mm no verão de 2020 (figura 15.a, tabela 7). Em ambos períodos os indivíduos juvenis e com até um 1 ano de idade foram os mais frequentes na população, com as idades entre 2 e 3 anos menos representadas (figura 15.a). A distribuição das classes de STDM médio atingiu amplitude de 0,0053 a 0,1191 g, com a prevalência do STDM individual médio na população de 0,0146 g \pm 0,011 g no inverno de

2019 e de $0,0179 \text{ g} \pm 0,013 \text{ g}$ no verão de 2020 (figura 15.b). A população de *C. fluminea* no reservatório da PCH de Paracambi é majoritariamente constituída de indivíduos jovens e pequenos ($< 20 \text{ mm}$, figura 15.a), o que sugere uma taxa de mortalidade maior entre juvenis e adultos até 1 ano.

Todas as medidas biométricas variaram espaço e sazonalmente ($P < 0,05$; Apêndice I: tabela 3), com um forte efeito da amostragem e ponto sobre as biometrias ($P < 0,0001$; Apêndice I: tabela 3). Durante o inverno de 2019 registramos biometrias menores, sobretudo na estação amostral p1 e com menor variação ao longo do eixo longitudinal do reservatório (figura 16). Durante o verão de 2020 observamos biometrias maiores, em especial na estação amostral p2 (figura 16) e com maior variação das biometrias ao longo do eixo longitudinal (figura 16). Observamos um efeito grande da amostragem sobre as biometrias e isto sugere uma influência da época do ano sobre o tamanho corporal dos indivíduos.

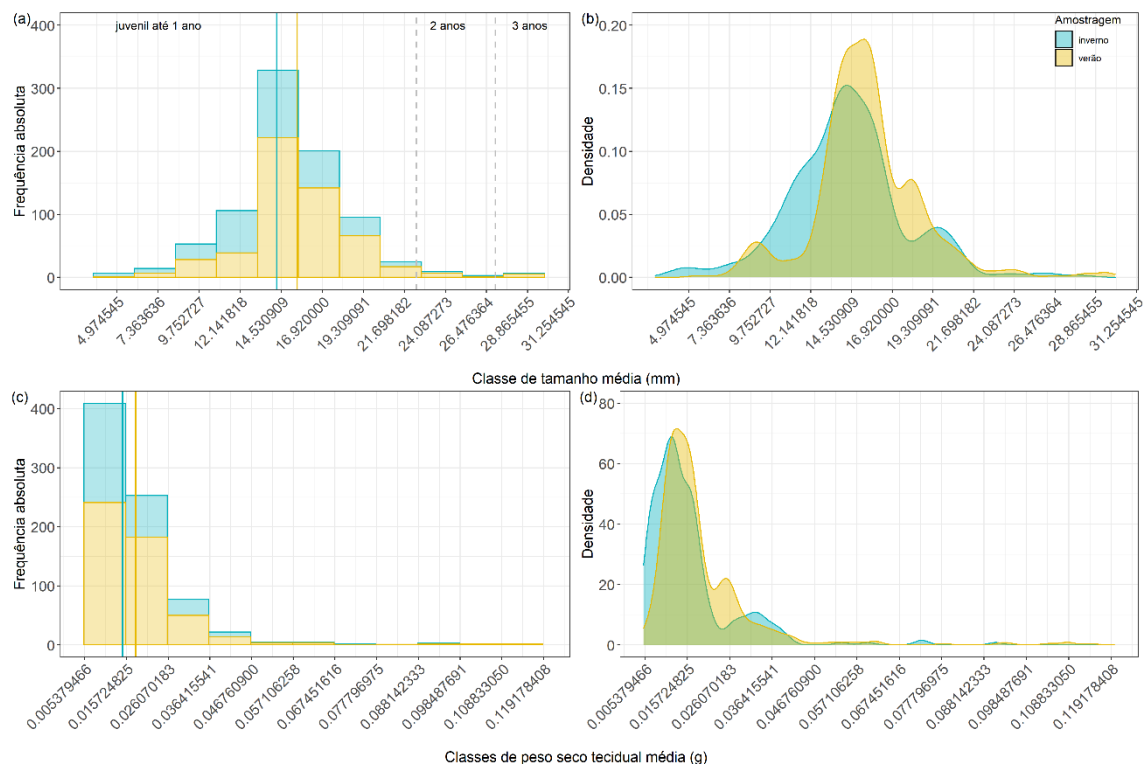


Figura 15. Distribuição da frequência do comprimento da concha e peso seco dos indivíduos de *Corbicula fluminea* no reservatório da PCH de Paracambi-RJ, Brasil. Linhas sólidas indicam o comprimento e peso seco médios da população.

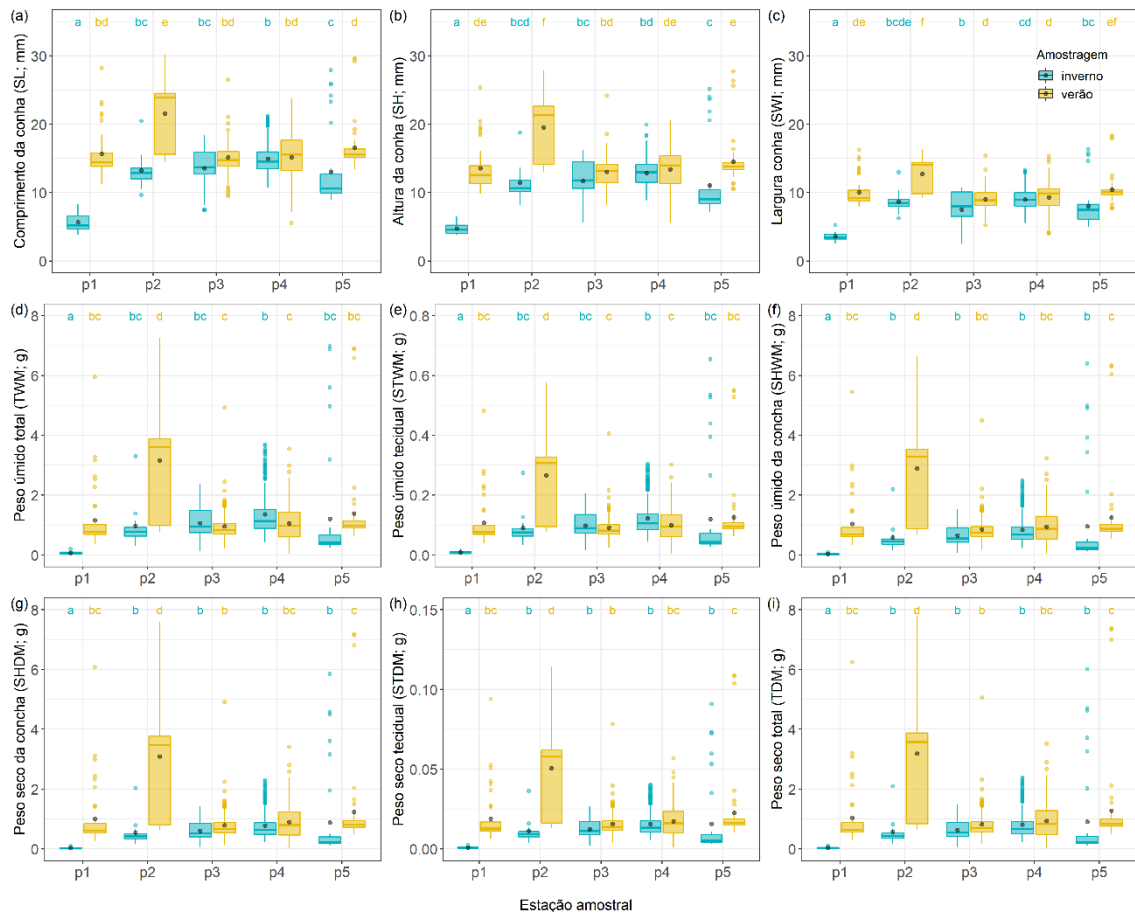


Figura 16. Variação das medidas corporais de *C. fluminea* no reservatório da PCH de Paracambi-RJ, Brasil, durante o inverno 2019 e verão de 2020. Pontos cinzas indicam a média e letras distintas indicam diferença significativas.

Índice de Condição (*fitness*) da população

Não observamos diferença significativa entre os β_{sma} do inverno de 2019 e verão de 2020 ($\chi^2_{(1)} = 1.25, P = 0,26$), portanto nós combinamos os dados das coletas e calculamos um β_{sma} para ambos os períodos. Nós observamos crescimento individual ($g\ mm^{-1}$) não isométrico em *C. fluminea* ao passo que computamos um $\beta_{sma} \sim 3$ para a relação linear entre $\log_{10} STDM$ e $\log_{10} SL$ (tabela 7).

Registramos variação espacial significativa na condição de *C. fluminea* e entre amostragens ($P < 0,0001$, Apêndice I: tabela 3), com os indivíduos de maior condição no verão de 2020 (figura 17). Observamos efeito altamente significativo da amostragem sobre o SMI (ponto:coleta, $P < 0,0001$, Apêndice I: tabela 3). Isto sugere além da influência do período do ano na condição de *C. fluminea*, uma influência do ponto local na condição dos indivíduos. Nós observamos diferença interanual significativa no SMI populacional ($P < 0,0001$, Apêndice I: tabela 3). Observamos um aumento de 20,75 % (1,2x) no SMI médio populacional para o verão de 2020.

Tabela 7. Comprimento (SL), peso seco (STDM), índice de condição (SMI) médios da população de *Corbicula fluminea* e coeficiente utilizado para calcular o SMI dos indivíduos no reservatório da PCH de Paracambi-RJ, Brasil. O comprimento médio foi utilizado como L_0 para calcular o SMI

Coleta	n	SL (mm) \pm desvio padrão	STDM (g) \pm desvio padrão	SMI (g) \pm desvio padrão	β_{sma}	β_{sma} 95% CI
inverno	313	14.27 \pm 3.44	0.0146 \pm 0.011	0.0126 \pm 7,91x10 ⁻⁵	2.98	2.84 \pm 3.1
verão	536	15.46 \pm 3.2	0.0179 \pm 0.013	0.0159 \pm 7,9x10 ⁻⁵		

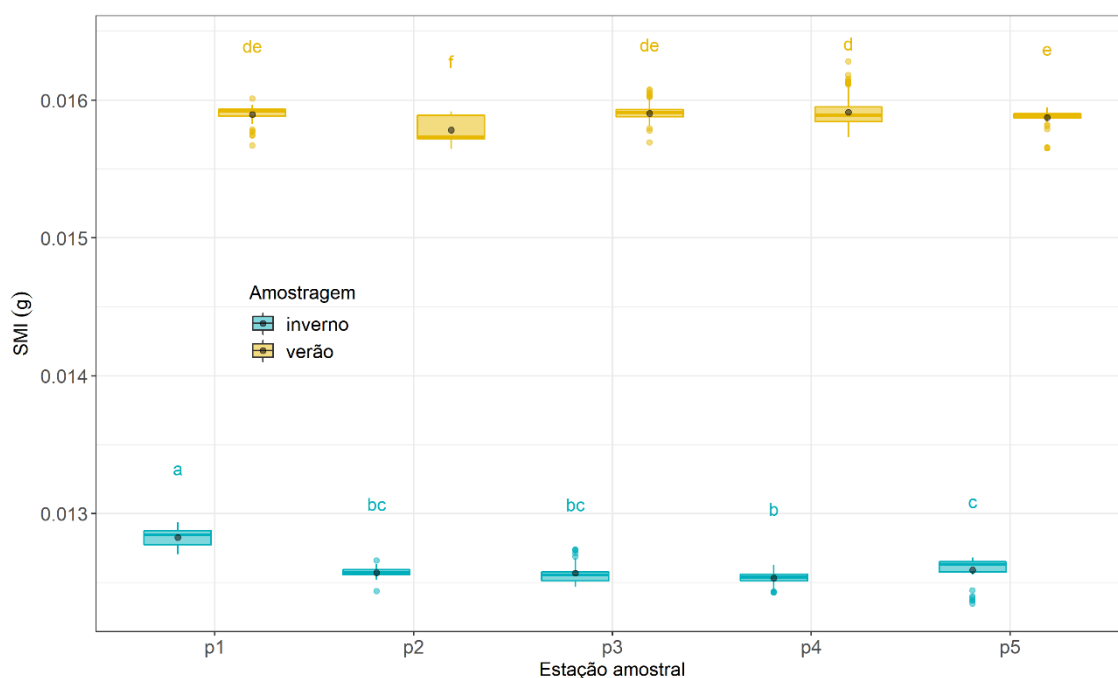


Figura 17. Variação espacial e interanual no Índice de Massa em Escala ou índice de condição (SMI) para *Corbicula fluminea* no reservatório da PCH de Paracambi-RJ, Brasil durante o inverno e verão. Pontos cinzas indicam a média e letras distintas indicam diferença significativas.

Abundância: biomassa por área e densidade da população

Registramos a densidade média (\pm desvio padrão) de 556,44 ind. $m^{-2} \pm 813,41$ ind. m^{-2} e de biomassa areal (em TDM) de 320 $g\ m^{-2} \pm 563,01$ $g\ m^{-2}$ para todo o reservatório no inverno de 2019 (figura 18). Observamos valores medianos de densidade entre 80 ind. m^{-2} e 2000 inds m^{-2} e biomassa entre 2,74 $g\ m^{-2}$ e 1630,6 $g\ m^{-2}$ (tabela 8). Observamos os menores valores de densidade e biomassa na estação amostral p1 (tabela 8). Nós observamos o aumento progressivo da

densidade e biomassa areal ao longo do eixo longitudinal, com os maiores valores na estação amostral p4.

Registramos a média de densidade de $953 \text{ ind. m}^{-2} \pm 1024 \text{ ind. m}^{-2}$ e de biomassa areal (em TDM) de $925 \pm 829,6 \text{ g m}^{-2}$ para todo o reservatório no verão de 2020 (figura 18). Observamos densidade entre 89 ind. m^{-2} e 1938 ind. m^{-2} e biomassa entre $283,43 \text{ g m}^{-2}$ e $1790,7 \text{ g m}^{-2}$ (tabela 8). Constatamos os menores valores de biomassa e densidade na estação amostral p2 e os maiores valores nas estações amostrais p3 e p4 (tabela 8). Nós observamos o aumento progressivo da densidade e biomassa areal ao longo do eixo longitudinal, com os maiores valores na estação amostral p4.

A população de *C. fluminea* possui variação na distribuição espacial da densidade biomassa significativa no reservatório ($P < 0,0001$; tabela 9, figura 19). A densidade e biomassa aumentam ao longo do eixo longitudinal do reservatório (figura 19). Observamos uma tendência de aumento da biomassa e densidade para o verão de 2020 (figura 18a), no entanto, não constatamos variação interanual significativa na densidade populacional ($P = 0,4$; tabela 9, figura 18a). Constatamos biomassa marginalmente maior ($P = 0,09$; tabela 9) para a população do verão de 2020 (figura 18a).

Tabela 8. Densidade e biomassa (TDM) medianos de *Corbicula fluminea* em cada estação amostral (ponto) nas coletas do inverno de 2019 e verão de 2020 no reservatório da PCH de Paracambi-RJ, Brasil. O ponto 1 (p1) no inverno de 2019 foi retirado da análise, ao passo que o tamanho médio dos indivíduos amostrados neste ponto esteve fora da amplitude de comprimento do modelo.

Coleta	Ponto	SL médio	Densidade (ind. m ⁻²)	Biomassa estocada (g STDM m ⁻²)	Biomassa total estocada (g TDM m ⁻²)	Taxa de filtração específica (L h ⁻¹ g STDM ⁻¹)	Taxa de filtração individual (L h ⁻¹ ind ⁻¹)	Tempo para filtra a coluna (horas)
inverno	p1	5.67	80	0.08	2.74			
	p2	13.23	107	1.21	61.15	21	0.24	19.76
	p3	13.56	293	3.63	185.12	19.26	0.24	7.14
	p4	14.96	2000	31.20	1630.60	17.9	0.28	0.54
	p5	13.05	302	4.74	275.61	15.68	0.25	6.72
verão	p1	15.64	373	7.09	388.70	21.16	0.4	5.33
	p2	21.55	89	4.50	283.42	13.82	0.7	16.09
	p3	15.14	1938	30.62	1591.87	22.21	0.35	0.44
	p4	15.19	1920	33.41	1790.78	22.06	0.38	0.81
	p5	16.59	444	10.03	568.01	16.79	0.38	6.52

Tabela 9. Resultados da análise de variância (ANOVA) para a variação interanual (n=5) e variação espacial (n =10, inverno e verão juntos) das medidas de densidade e biomassa no reservatório.

Fator	Df	Sum Sq	Mean Sq	F	P
Interanual					
Densidade					
coleta	1.00	1.29	1.29	0.79	0.40
Residuals	8.00	13.04	1.63		
Biomassa					
coleta	1.00	11.94	11.94	3.58	0.09
Residuals	8.00	26.71	3.34		
Espacial					
Densidade					
Ponto	4.00	32.98	8.24	34.84	0.00
Residuals	20.00	4.73	0.24		
Biomassa					
Ponto	4.00	20.18	5.05	10.21	0.00
Residuals	20.00	9.88	0.49		

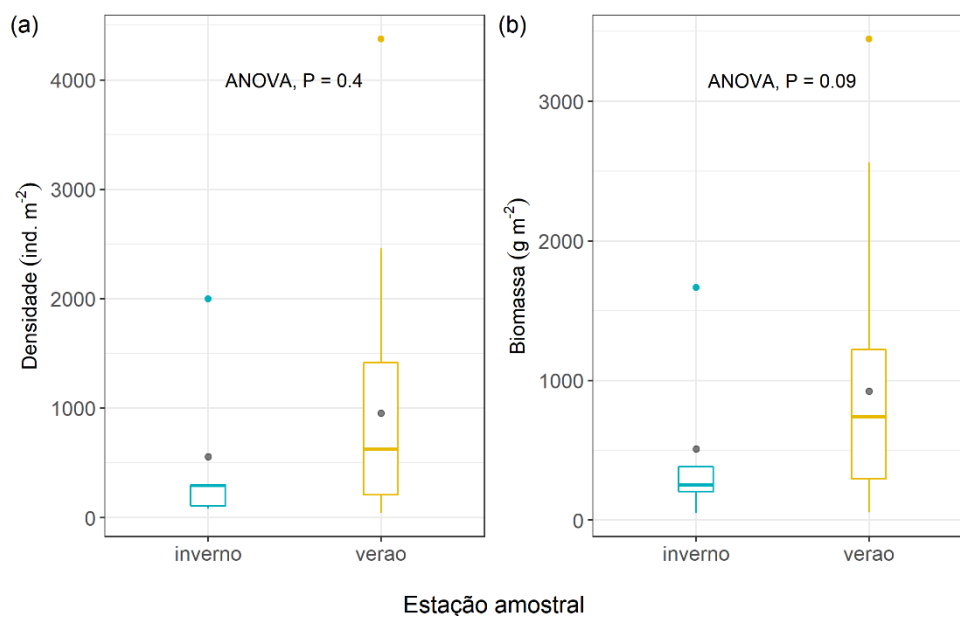


Figura 18. Variação interanual da densidade e biomassa da população de *Corbicula fluminea* no reservatório da PCH de Paracambi-RJ, Brasil.

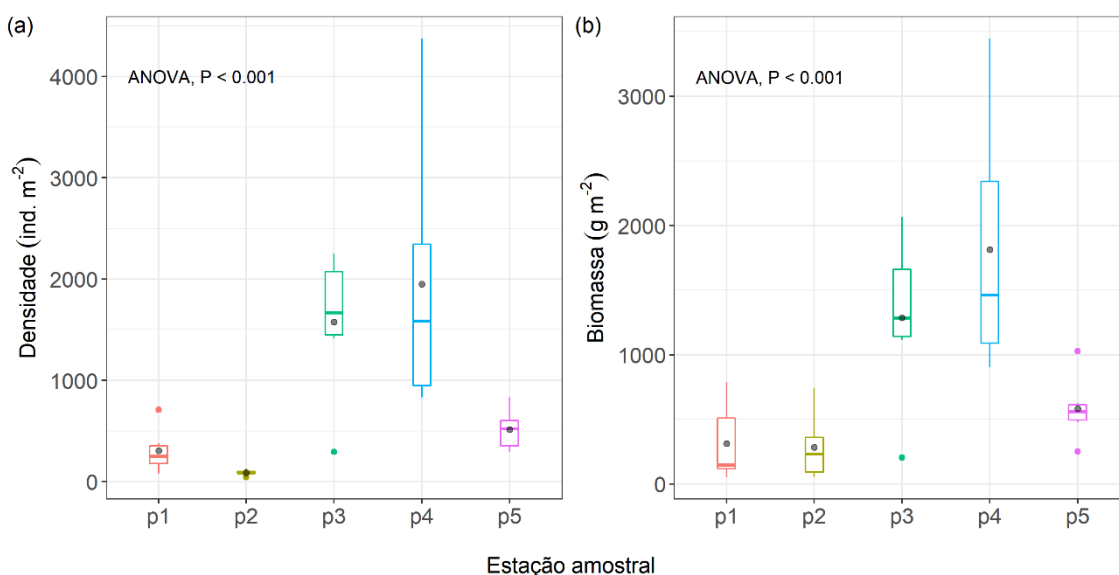


Figura 19. Variação espacial da densidade e biomassa areal de *Corbicula fluminea* no reservatório da PCH de Paracambi-RJ, Brasil. Densidade e biomassa por área variaram significativamente entre pontos (estação amostral) e tendem aumentar ao longo do eixo longitudinal do reservatório (do montante à barragem: p1-p5). Pontos cinzas indicam a média.

Efeito de filtração e biodeposição

Combinando dados secundários de filtração com os nossos dados biométricos estimamos o potencial e ou possível volume e tempo necessários para população de *C. fluminea* filtrar toda a coluna d'água. As taxas de filtração total atingiram uma amplitude de 2,85 L h⁻¹ a 66 L h⁻¹ e de 5.5 L h⁻¹ a 65.3, respectivamente no inverno de 2019 e verão de 2020 (figura 20a). Em ambas as amostragens observamos que o volume total de água filtrado (L) pela população e as taxas (L h⁻¹) aumentam ao longo do eixo longitudinal do reservatório (figura 20) e de acordo com a densidade da população (tabela 8). Em pontos amostrais em que ocorre em maior densidade (e.g., > 1900 ind m⁻²) *C. fluminea* poderia filtra a coluna d'água inteira (~ 56 L) em até 30 minutos, isto corresponde a mais de 1900 L filtrados em um dia (figura 20b). Considerando o baixo tempo de residência da água no reservatório (~ 1 dia), as populações filtram a coluna d'água em um intervalo menor que o de residência. Isto sugere que *Corbicula* potencialmente controla a matéria orgânica suspensa e possivelmente a abundância de componentes do plâncton no reservatório. A população filtrou em média (\pm desvio padrão) 20,5 L h⁻¹ \pm 28,3 L h⁻¹, com uma coluna d'água preenchida por 51,8 L \pm 10,1 L, no intervalo médio de 8,54 horas \pm 8,07 horas no inverno de 2019. A população filtrou em média 40,5 L h⁻¹ \pm 36,2 L h⁻¹, com uma coluna d'água preenchida por 85,5 L \pm 36,1 L, no intervalo médio de 5,84 horas \pm 6,33 horas no verão de 2020. Não observamos diferença significativa da filtração total entre as amostragens ($P = 0,2$, tabela 10),

entretanto registramos tendência de aumento da taxa dos volumes filtrados pela população no verão de 2020 (figura 20a-b).

A taxa de biodeposição total atingiu uma amplitude de $3,78 \text{ g m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ a $129 \text{ g m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ e de $45 \text{ g m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ a $385 \text{ g m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, respectivamente no inverno de 2019 e verão de 2020 (figura 20c). Em ambas as amostragens observamos a biodeposição de COrg. ($\text{g m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) aumentar ao longo do eixo longitudinal (figura 20c), de acordo com a densidade da população de *C. fluminea* (tabela 8). Adicionalmente, em ambas as amostragens, observamos a tendência de redução da concentração COrg. na coluna d'água ao longo do eixo longitudinal do lago (figura 6c), concomitantemente com o aumento da biodeposição. Esta relação pode sugerir a atividade e efeito de filtração das populações sobre as partículas suspensas. Por exemplo, durante o verão entre os pontos de maior densidade p3 e p4 (e.g., $> 1900 \text{ ind m}^{-2}$), assumindo que a deposição entre estes trechos ($\sim 1 \text{ km}$) foi realizada inteiramente por *Corbicula*, atribuímos uma redução 27,6 % do estoque de COrg. suspenso na coluna d'água à filtração. A população biodepositou em todo lago em média (\pm desvio padrão) $40,2 \text{ g m}^{-2} \text{ h}^{-1} \pm 59,4 \text{ g m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ e $183 \text{ g m}^{-2} \text{ h}^{-1} \pm 152 \text{ g m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, respectivamente no inverno de 2019 e verão de 2020. Observamos este aumento de 80% na biodeposição entre períodos com diferença significativa ($P < 0,05$, tabela 10) (figura 21c).

Tabela 10. Resultados da análise de variância (ANOVA) para a variação interanual na taxa de filtração total ($n = 5$), do volume total filtrado ($n = 5$) e na biodeposição total ($n = 5$) de *C. fluminea* no reservatório.

Variável	Fator	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	P
TF	Coleta	1	2	2	1.47	0.26
	Residuals	7	9.55	1.36		
Biodeposição	Ponto	1	8.87	8.87	6.06	0.04
	Residuals	7	10.25	1.46		

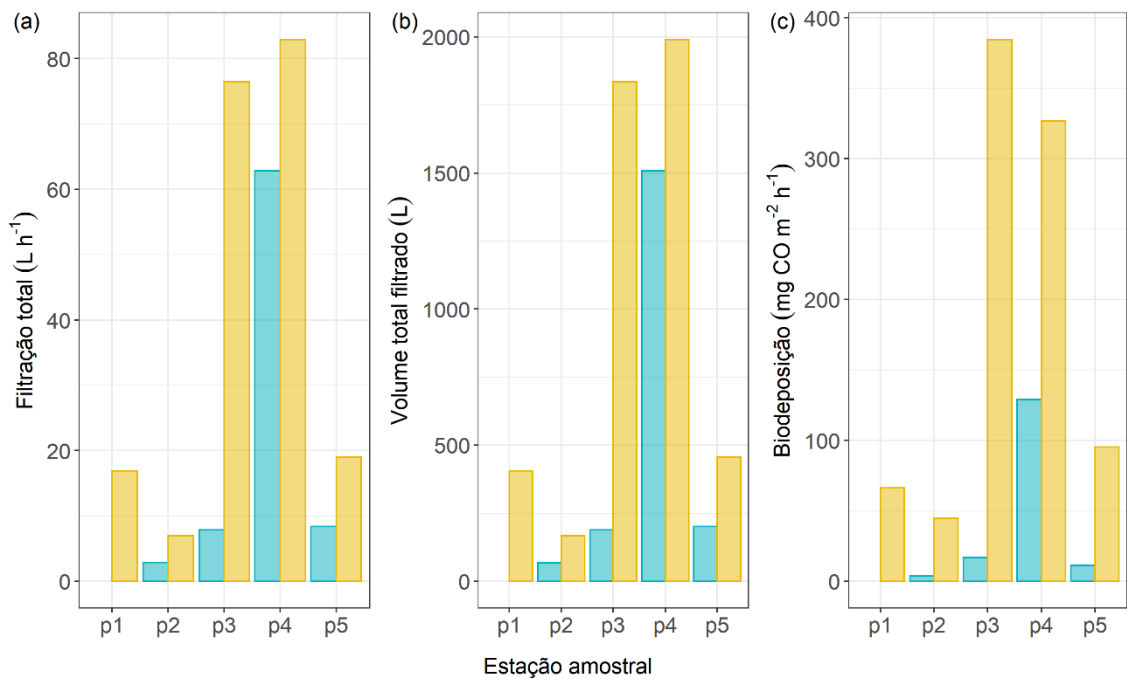


Figura 20. Distribuição espacial da taxa de filtração total (a), do volume total filtrado (b) e da biodeposição total (c) realizados pela população de *Corbicula fluminea* no reservatório da PCH de Paracambi-RJ, Brasil durante o inverno de 2019 e verão de 2020. O ponto 1 (p1) no inverno de 2019 foi retirado da análise, ao passo que o tamanho médio no ponto esteve fora da amplitude de comprimento do modelo.

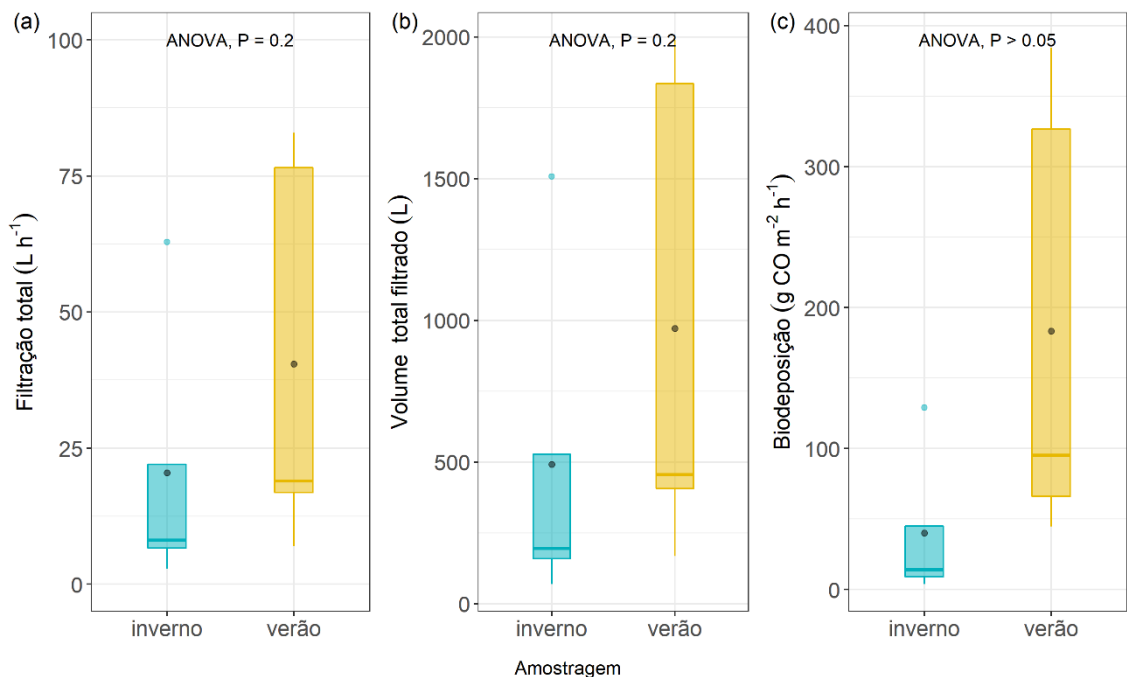


Figura 21. Variação da taxa de filtração total (a), do volume total filtrado (b) e da biodeposição total (c) realizados pela população de *Corbicula fluminea* no reservatório da PCH de Paracambi-RJ, Brasil, durante o inverno de 2019 e verão de 2020.

Efeito da remineralização de nutrientes

Combinando dados secundários de taxa de excreção com os nossos dados estimamos a remineralização areal de nutrientes realizada pela população de *C. fluminea*. A taxa excreção por área e volumétrica de N e P, em ambas as amostragens, aumentam ao longo do eixo longitudinal do reservatório (figura 22), seguindo o padrão de biomassa e densidade da população (tabela 8). Ao expressarmos a excreção em unidade volumétrica, observamos que *C. fluminea* não parece contribuir significativamente para os estoques de $\text{NH}_4\text{-N}$ no reservatório (figura 22c). A concentração de $\text{NH}_4\text{-N}$ na água tende a diminuir com a adição via a excreção de *C. fluminea* (figura 23a), porém quando avaliamos esta correlação não detectamos significância (Pearson: $R^2 = -0,55$, $P = 0,09$). Por outro lado, *Corbicula* aparenta ser uma substancial fonte de $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ (SRP) ao passo que potencialmente adiciona uma concentração deste nutriente superior a concentração ambiental média (figura 22b). Nós observamos uma correlação significativamente positiva entre a excreção de nutrientes e a concentração ambiental (Pearson: $R^2 = 0,63$, $P < 0,05$). A concentração de $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ na água tende a aumentar com a excreção de *C. fluminea* (figura 23b), que por sua vez obedece ao padrão de distribuição de biomassa das populações.

Em termos absolutos a população excretou no lago inteiro em média $5,25 \pm 8,63 \text{ mg NH}_4\text{-N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ e $10,6 \pm 9,65 \text{ mg NH}_4\text{-N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ no inverno de 2019 e verão de 2020, respectivamente (figura 23a). Potencialmente, a população excretou em média $7,05 \pm 11,4 \text{ mg PO}_4^{3-}\text{-P m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ e $13,6 \pm 12,6 \text{ mg PO}_4^{3-}\text{-P m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ no inverno de 2019 e verão de 2020, respectivamente (figura 23b). Em termos volumétricos, estimamos que a população excretou em média $0,4 \text{ mg NH}_4\text{-N L}^{-1} \pm 0,7 \text{ mg NH}_4\text{-N L}^{-1}$ e $0,55 \text{ mg NH}_4\text{-N L}^{-1} \pm 0,7 \text{ mg NH}_4\text{-N L}^{-1}$, respectivamente no inverno e verão (figura 23c). Enquanto para SRP a população potencialmente excretou $0,51 \text{ mg PO}_4^{3-}\text{-P L}^{-1} \pm 0,93 \text{ mg PO}_4^{3-}\text{-P m}^{-2} \text{ L}^{-1}$ e $0,71 \text{ mg PO}_4^{3-}\text{-P L}^{-1} \pm 0,9 \text{ mg PO}_4^{3-}\text{-P L}^{-1}$ (figura 23d). Observamos a tendência de aumento na remineralização por área e pela adição volumétrica no verão 2020 (figura 23), entretanto não observamos taxas de excreção areal e volumétrica populacionais de significativamente diferentes entre coletas ($P < 0,05$; figura 23; tabela 11).

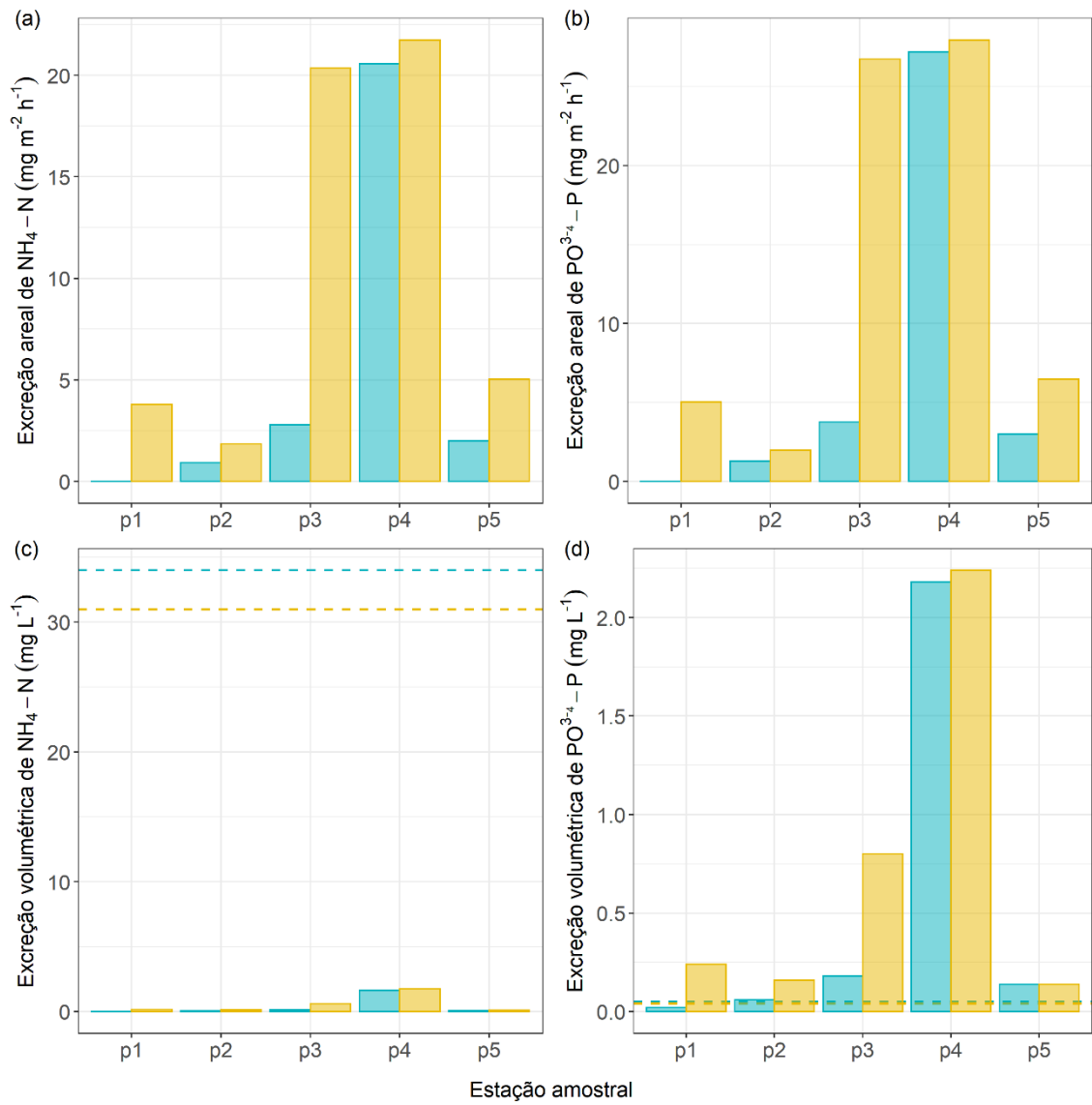


Figura 22. Excreção areal populacional e volumétrica de *Corbicula fluminea* ao longo do reservatório da PCH de Paracambi-RJ, Brasil, durante o inverno de 2019 e verão de 2020. As linhas indicam a concentração média do nutriente no reservatório.

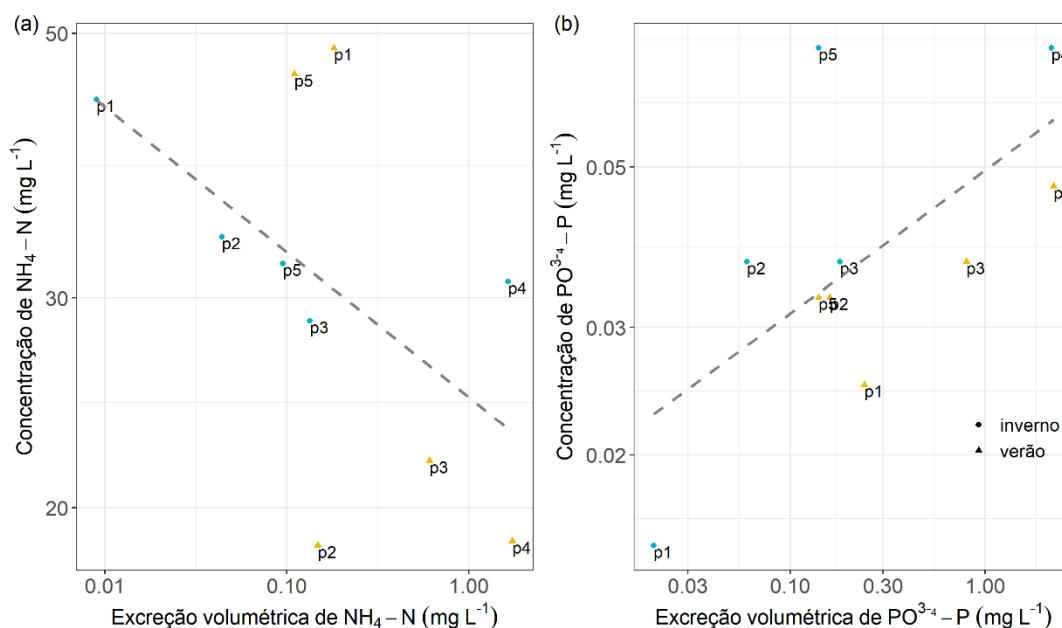


Figura 23. Correlação entre a excreção volumétrica das populações de *C. fluminea* e a concentração de nutrientes no ambiente no reservatório do reservatório da PCH de Paracambi-RJ, Brasil, durante o inverno de 2019 e verão de 2020. As linhas tracejadas indicam a tendência da correlação (positiva ou negativa). Apenas a concentração e excreção de fósforo (b) foram significativamente correlacionadas Pearson: $R^2 = 0,63$, $P < 0,05$).

Tabela 11. Resultados da análise de variância (ANOVA) para a variação interanual das taxas de excreção de nitrogênio e fósforo por área e volume de *Corbicula fluminea* no reservatório da PCH de Paracambi-RJ, Brasil.

Variável	Fator	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	P
N areal	Coleta	1	70,17	70,171	0,83	0,38
	Residuals	8	670,46	83,80		
P areal	Coleta	1	108,5	108,5	0,75	0,41
	Residuals	8	1153,8	144,23		
N volumétrico	Coleta	1	0,07	0,0744	0,15	0,7
	Residuals	8	3,9	0,48		
P volumétrico	Ponto	1	0,1	0,1	0,12	0,73
	Residuals	8	6,15	0,83		

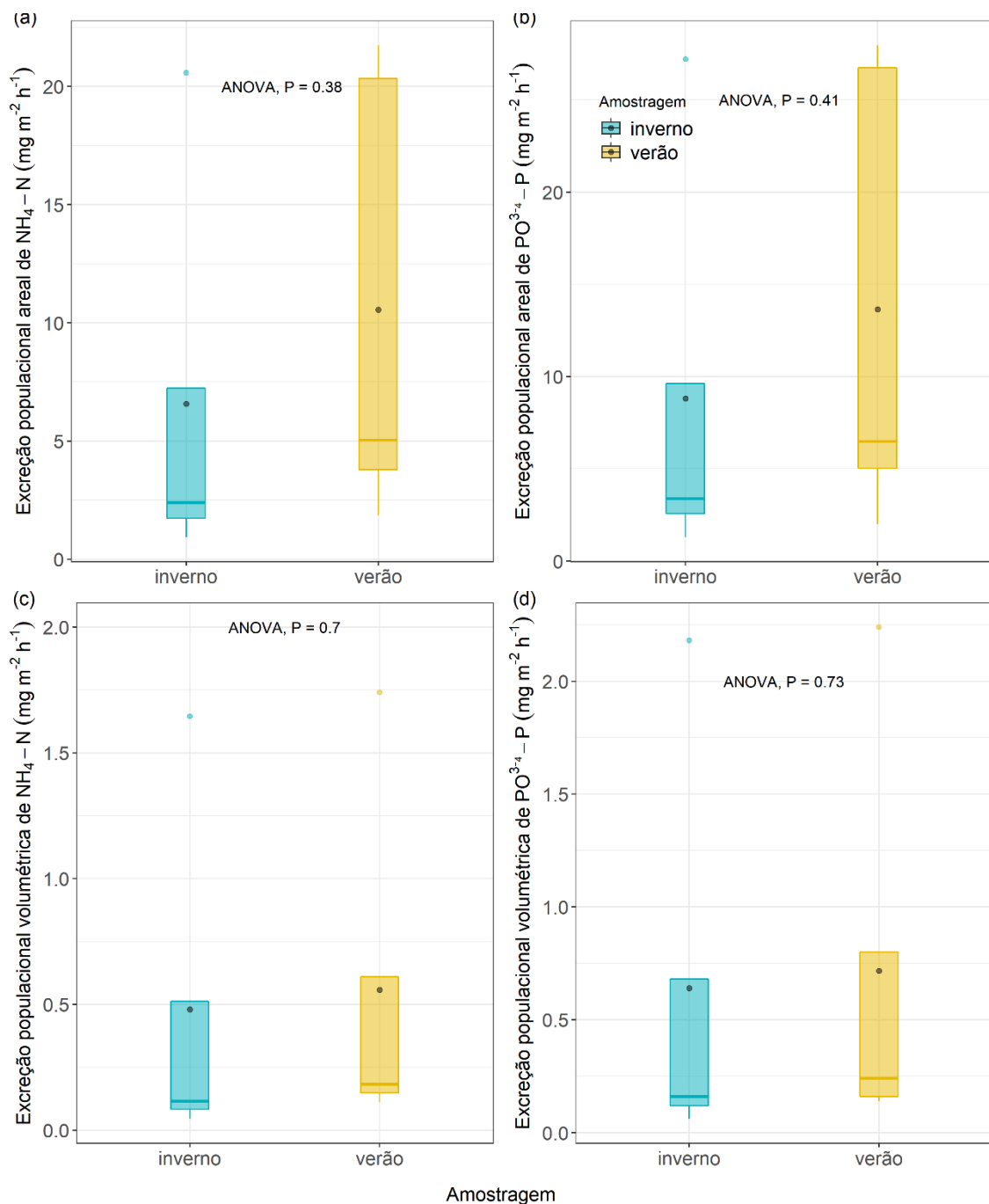


Figura 24. Variação interanual da excreção por área e volumétrica das populações *Corbicula fluminea* no reservatório da PCH de Paracambi-RJ, Brasil

Discussão

Em estudo anterior no reservatório da PCH Paracambi, Branco et al (2019) demonstram que o reservatório é um ambiente homogêneo em termos de variáveis físicas e químicas da água, contudo formas de carbono não foram avaliadas. Por outro lado, variação de características limnológicas em reservatório neotropicais, sobretudo na região de estudo, pode ser proeminente

entre períodos de chuva (e.g., verão) e seca (e.g., inverno) (Branco *et al.* 2009, 2019; Ruocco *et al.* 2019).

No inverno de 2019 e verão de 2020, observamos um gradiente longitudinal na concentração total das formas de carbono, uma vez que estas tendem a decrescer ao longo do eixo amostrado, possivelmente devido a deposição do material suspenso. O CT foi majoritariamente composto por formas solúveis inorgânicas (CI), especialmente os trechos a montante do reservatório (figura 6a). Estes trechos estão localizados próximos a duas grandes barragens rio acima (figura 3), portanto, o aumento de CI nesses pontos pode ser oriundo da decomposição da matéria orgânica concentrada das zonas lacustres destes reservatórios a montante. As concentrações de CO também decrescem longitudinalmente, e são majoritariamente compostas por formas solúveis (i.e., $> 0,7 \mu\text{m}$). O CO solúvel apresentou o mesmo padrão de decaimento longitudinal, com acentuada e pontual redução dos estoques na região de transição do reservatório (e.g., p4, figura 8a). Contrariamente as outras espécies de carbono, o POC no inverno de 2019 apresentou tendência de aumento ao longo do eixo longitudinal, com pontual redução em trechos de transição (e.g., p3 e p4, figura 8b). Apesar deste aumento, o POC representa uma porção minoritária do CO. É esperado que as formas particuladas de carbono aumentem em trechos de transição e lacustre do reservatório, ao passo que parte deste carbono é constituído principalmente por organismos planctônicos, os quais dominam a coluna d'água nestes ambientes (Macêdo *et al.* 2019; Rocha *et al.* 2019). Especialmente neste reservatório e em outros a montante, o picoplâncton ($0,2$ e $2 \mu\text{m}$) é dominante, compostos majoritariamente por picocianobactérias e clorofíceas (Recknagel *et al.* 2015; Branco *et al.* 2019), portando estes organismos possivelmente constituem uma larga fração dos estoques dissolvidos de CO encontrados na água do reservatório.

O reservatório da PCH Paracambi é um ambiente intermediário entre rio e lago, recentemente formado e com baixo tempo de retenção. Branco *et al.* (2019) reportaram que as concentrações de nutrientes e íons como SRP e TP, aumentaram entre a transição de rio e lago durante a construção da PCH Paracambi. De fato, observamos aumento no teor de nutrientes ao longo do eixo amostrado, que compreende a área de transição entre rio e reservatório. Os trechos a montante além de apresentarem características lóticicas, recebem água de grandes reservatórios que por sua vez barram a entrada nutrientes e matéria, neste sentido, podem apresentar menores concentrações de fósforo em relação aos trechos próximo a barragem. Em adição, trechos abaixo e mais próximos da barragem recebem a influência de atividade agrícola não extensiva e de subsistência, as quais estão localizadas as margens do reservatório, portanto, estas áreas podem receber um aporte de nutrientes maior. Adicionalmente, trechos a jusante, possuem populações densas de *C. fluminea* as quais podem agir como fontes substanciais de SRP (figura 22). Contrariamente as espécies de fósforo, formas de nitrogênio tendem a diminuir ao longo do eixo longitudinal, o que pode refletir o incremento deste material na biomassa de produtores. Por

exemplo, a área marginal do rio Ribeirão das Lajes e do reservatório é intensamente colonizada por macrófitas (e.g., *Egeria* sp, *Salvinia* flutuante, *Pistia*, *Eichhornia* e *Lemna minor*) e por picoanobactérias (Molisani *et al.* 2006; Branco *et al.* 2019), as quais potencialmente podem remover consideráveis concentrações de nutrientes da água.

Não surpreendentemente, observamos diferença interanual nas variáveis limnológicas durante o período de estudo (tabela 1-2). O verão de 2020, uma época chuvosa com alta na precipitação (figura 4) e temperatura atmosférica, foi caracterizado por altas temperaturas e turbidez na água (tabela 1). Na coleta do verão observamos o aumento de 5°C na temperatura da água em relação ao inverno. O aumento da intensidade de chuvas provoca o decaimento da transparência na água, devido ao aumento da turbidez (tabela 1). Adicionalmente, há o aumento de água da drenada da bacia que está enriquecida de conteúdos lixiviados pela chuva, o que pode explicar em partes o aumento dos níveis de carbono no verão. De fato, essas características em épocas de verão foram observadas em outros reservatórios inseridos na Bacia do Rio Guandu (Branco *et al.* 2019; Rocha *et al.* 2019; Klippel *et al.* 2020).

A baixa precipitação na estação seca resulta em um aumento no teor de nutrientes, como nitrato e fósforo total, devido à menor diluição dos efluentes antrópicos da bacia de drenagem. Durante o inverno de 2019, época de baixa precipitação (figura 4), o reservatório foi caracterizado principalmente pelo aumento da concentração de íons e nutrientes na água. A maior concentração dos nutrientes no inverno é possivelmente influenciada pelo lançamento de efluentes antrópicos na bacia de drenagem, conforme é bem reportado em sistema inseridos em perímetro urbano ou semiurbano (Branco & Senna 1996; Branco *et al.* 2019). O nitrato e amônio foram as formas nitrogenadas com maiores concentrações no reservatório. Branco *et al.* 2019 reportam que o lançamento de esgoto doméstico em riachos afluentes do Ribeirão das Lajes podem ser fonte destes nutrientes no lago da PCH Paracambi. Já para as formas de fósforos, as concentrações de PT e SRP foram similares com os valores de reservatório oligo-mesotrófico a montante (Klippel *et al.* 2020). Os níveis de PT no reservatório ultrapassam o valor referência permitido para um rio e ambiente intermediário de Classe 2 (100 µg L⁻¹), como é o Rio Ribeirão das Lajes e o lago da PCH Paracambi. Esta alta nos valores de PT parece estar mais associada as formas orgânicas e particuladas destes nutrientes do que com as formas solúveis, já que os níveis de SRP estiveram abaixo de 50 µg L⁻¹ em ambas coletas.

Modelos de biomassa

A medida de biomassa de um organismo é um dado central, pois integra o organismo ao seu papel no ambiente (Atkinson *et al.* 2020), nesse sentido, estimar a biomassa de organismo abundantes em um ecossistema é necessário para entender sua respectiva contribuição e impacto. Os ambientes artificiais de reservatório são especialmente importantes do ponto de vista

socioeconômico, pois são fontes de geração de energia e abastecimento de água (Molisani *et al.* 2006; Kelman 2015). Deste modo o monitoramento de variáveis limnológicas e da biodiversidade é amplamente realizado, pois estas respondem acerca da qualidade de água do reservatório (Lopes *et al.* 2018; Branco *et al.* 2019; Klippel *et al.* 2020). Contudo, é recomendado que a gestão e monitoramento de ambientes aquáticos devem adicionalmente requisitar avaliação estruturais e funcionais destes ecossistemas (Moulton 1999; Jeppesen *et al.* 2007; Silva-Junior & Moulton 2011; Tiegs *et al.* 2019). Nesse sentido, considerando a importância de reservatório como recurso hídrico, a combinação destas diferentes abordagens de gestão e monitoramento, fornecem uma visão holística do ecossistema e da sua qualidade enquanto recurso. Por serem ecossistemas novos e perturbados, reservatórios são ponto de parada de muitas espécies invasoras, as quais muitas vezes dominam os estoques de biomassa e atuam como engenheiras ecossistêmicas (Havel *et al.* 2005; Strayer *et al.* 2006; Johnson *et al.* 2008).

A biomassa em peso seco (STDM) é um dado importante na avaliação da contribuição de organismos para processos ecossistêmicos (e.g., biofiltração e reciclagem de nutrientes) (Vanni & McIntyre 2016; Vaughn & Hoellein 2018), pois estes são dimensionados a partir desta biometria, portanto, medidas acuradas são essenciais (Atkinson *et al.* 2020). Assim como para outras espécies de bivalves de água doce (Atkinson *et al.* 2020), nossa análise mostrou que as relações entre o comprimento da concha (SL) e as medidas de biomassa de *C. fluminea* são melhores descritas pelo erro multiplicativo (Eq 1). Nesse sentido, a magnitude da variação nas contribuições absolutas de um indivíduo ou da população para as funções ecossistêmicas aumentará à medida que a estrutura do tamanho da população muda para indivíduos maiores. Nosso modelo prevê estimativas mais acuradas para indivíduos menores (< 20 mm) (figura 14b), os quais são os mais frequentes no reservatório e portanto, possivelmente, contribuem mais para o ecossistema. Por outro lado, o uso deste modelo para indivíduos maiores (>20 mm) deve ser utilizado com cautela, ao passo que a sobrestimativa nestes indivíduos pode superestimar taxa específicas de processos metabólicos. Por exemplo, se a excreção de nutrientes for quantificada por uma taxa específica (mg nutrientes g STDM⁻¹ h⁻¹) em uma agregação de baixa densidade e com indivíduos grandes dominantes, um único organismo teria uma importância relativa (%) maior para o estoque de biomassa por área e para o fluxo do nutriente em questão.

O coeficiente de inclinação (*b*) entre as medidas de peso foram similares entre si (i.e., entre 2 e 3) (tabela 6). Relações potenciais (i.e., alométricas) com *b* = 3 indicam que o formato do corpo e a gravimetria permanecem constantes à medida que os indivíduos crescem. Relações cuja *b* < 3 sugerem organismos com o corpo proporcionalmente mais achatado ou sua gravimetria diminui com o aumento do comprimento. De outro modo, *b* > 3 indica que os organismos são proporcionalmente mais largos ou sua gravimetria aumenta de acordo com o tamanho (Benke' *et al.* 1999). As relações aqui medidas para *C. fluminea*, demonstram *b* < 3 para biomassa tecidual

(e.g., STWM e STDM; tabela 6), $b > 3$ para as relações com biomassa da concha (e.g., SHWM e SHDM; tabela 6) e $b > 3$ para as relações com os compartimentos dos indivíduos juntos (i.e., tecidos e conchas; TWM, TDM; tabela 6). Os intervalos de confiança do coeficiente em maioria incluíram b (95% CI) ≥ 3 (tabela 6), nesse sentido, apesar da variação intraespecífica influenciar os valores de b , este apresenta em torno 3. Portanto, se todas as dimensões da concha aumentam em mesmas proporções ao longo do tempo, o volume (e.g., quantidade de biomassa estocada) deve aumentar de forma cúbica. Isto parece explicar os coeficientes em torno de 3, dado que medidas de comprimento (e.g., SL e SH) em *C. fluminea* são isométricas entre si (i.e., crescem em um fator de ~ 1) (Callil & Mansur 2002). Estes resultados sugerem que há pouca variação no formato da concha e gravidade específica em *C. fluminea*, porém valores > 3 (e.g., em SHDM) podem indicar uma variação no incremento de material na concha ao longo do crescimento e valores $b < 3$ (e.g., STDM) sugerem variação no incremento de biomassa. De fato isto parece ser um padrão observado em diversas espécies de gastrópodes e bivalves, incluindo *C. fluminea* em regiões neotropicais (Benke' *et al.* 1999; Zilli *et al.* 2017; Atkinson *et al.* 2020).

Frete ao exposto acima, espécies invasoras devem ser consideradas no monitoramento dos ecossistemas ao passo que podem causar mudanças estruturais e funcionais no sistema, e assim modular a qualidade da água. Neste ponto, é necessário reconhecer como indicadores estruturais biológicos (e.g., biomassa) podem ser convertidos em indicadores funcionais do ecossistema (e.g., fluxo de nutrientes). Deste modo, estimativas precisas de biomassa são importantes para não prejudicar avaliações ou limitar ações de gestão. Nossa análise traz avaliações inéditas sobre o melhor erro e modelo a serem adotados para estimar a biomassa de *C. fluminea* em ambiente neotropical. Os modelos elencados, por exemplo, facilitam o acesso a melhores estimativas de biomassa por área para *C. fluminea* e da contribuição ecossistêmica das populações. Este método é interessantemente aplicável quando se avalia os impactos ecossistêmicos de organismos, como a filtração e contribuição aos ciclos biogeoquímicos, em ambientes estratégicos como os de reservatórios. Portanto recomendamos a aplicação desta metodologia em análises futuras, devido a utilidade deste recurso, relativamente simples e que gera avaliações mais precisas acerca do papel ecológico de espécies invasoras em ambientes aquáticos de extrema importância social e econômica.

População

Estrutura da população e SMI

A estrutura da população não variou interanualmente no reservatório (figura 16) com a maior dominância de indivíduos menores em ambas as amostragens, no entanto há um deslocamento das medidas de comprimento e de massa médios no verão de 2020. Isto pode ser atribuído a dois fatores: (1) por uma questão de estocasticidade, coletando indivíduos maiores no

verão; e (2) devido aos aspectos intrínsecos a história de vida de *C. fluminea*. Nós realizamos os mesmos procedimentos e amostramos a mesma área na região litorânea em ambas as coletas. Não avaliamos se o tamanho médio variou em função da profundidade, no entanto, em populações de outros reservatórios, o tamanho não tende a mudar significativamente com a profundidade (Bagatini & Benedito 2007; Mansur *et al.* 2012). Adicionalmente a profundidade média não ultrapassou 1 m na região litorânea, onde as populações costumam atingir maior densidade (Bagatini & Benedito 2007). Nesse sentido, acreditamos que temos amostras conservativas da população no reservatório, e isto se reflete na sobreposição da estrutura de classes de tamanho médio (figura 16). *Corbicula fluminea* tem crescimento rápido devido suas altas taxas de filtração e eficiência de assimilação, quando comparada a outras espécies de bivalves de água doce. Estima-se que cerca de 71% da sua energia é alocada para crescimento somático e reprodução. A sobrevivência de juvenis é baixa, com as taxas de mortalidade altas ao longo da vida adulta (~86% no primeiro ano, ~64% no segundo ano e ~95% no terceiro ano de vida). Esta baixa sobrevivência de adultos, principalmente no primeiro ano de vida, constitui populações dominadas por indivíduos jovens (McMahon 2002; Sousa *et al.* 2014a). De fato observamos este padrão no reservatório da PCH Paracambi em ambas as coletas.

As biometrias variaram espaço-temporalmente ao longo do eixo longitudinal no reservatório. Os pontos e coletas influenciam significativamente a distribuição do tamanho dos indivíduos no reservatório e isto pode estar relacionado a melhores condições dos habitats. Os pontos em que observamos biometrias maiores (e.g., SL, SH) podem apresentar condições ideais de crescimento para os indivíduos, uma vez que fatores ambientais (abióticos) tem alta correlação com a distribuição espacial de bivalves de água doce (Colle & Callil 2012; Santos *et al.* 2020). Observamos a tendência significativa de crescimento das biometrias de massa no verão assim como para o SMI na população. Durante o verão, há maior quantidade de disponibilidade de recursos suspenso na água. Nesse sentido, *C. fluminea* apresentaria maior taxa de ingestão e assimilaria mais recursos, deste modo, possivelmente, aumentando sua biomassa.

O índice de condição de um organismo retrata o estoque energético acumulado no seu corpo como resultado do seu status nutricional (Peig & Green 2009), bem como o seu status reprodutivo (e.g., incubação de larvas) (Callil *et al.* 2012). Quando utilizamos o SMI, padronizamos o estoque de biomassa dos indivíduos em função do tamanho central da população e pelo coeficiente de condição ajustado (β_{sma}) (Peig & Green 2009; Maceda-Veiga *et al.* 2014). Deste modo podemos observar a variação na condição dos indivíduos e compará-la entre populações mais facilmente. Variações no SMI refletem as mudanças na saúde e qualidade nutricional de um animal. Nós observamos variação espaço-temporal do SMI, com influência significativa das estações de coleta e amostragem (Apêndice I: tabela 3). Isto sugere que a condição de *Corbicula* no reservatório depende do ponto amostral e do período anual (e.g., p3 e

p4 no verão; figura 17). Apesar de pontuais diferenças entre as subpopulações, a condição destas permanece relativamente estável, com diferenças mais conspícuas entre amostragens (figura 17). De fato observamos que os indivíduos do verão aparentam ter mais biomassa. Coincidentemente, observamos indivíduos incubando larvas durante este período (Apêndice I, figura 26). Estes resultados sugerem que as medidas de peso maiores observadas no verão de 2020 podem ser reflexo também do status nutricional e reprodutivo de *C. fluminea* no reservatório.

Abundância: biomassa por área e densidade

A variação dos aspectos de abundância populacional de *C. fluminea* foi confirmada ao longo do eixo longitudinal do reservatório (figura 19). Apesar de não observamos variação interanual nestes aspectos, os valores médios de densidade e biomassa da população dobraram durante o verão de 2020. A tendência de aumento parece estar associada com a variação intraespecíficas no tamanho corporal (e.g., biomassa individual; figura 16h) e condição (figura 17), as quais foram interanualmente maiores no verão. Bagatini (2007) também constataram variação longitudinal e tendência de aumento dos aspectos de abundância de *C. fluminea*, durante meses de verão e em um reservatório tropical.

Do ponto de vista limnológico o reservatório é um ambiente com pouca ou nenhuma variação espacial (Branco *et al.* 2019), contudo outras variáveis ambientais (e.g., substrato e matéria orgânica do sedimento) podem afetar a distribuição de espécies de bivalves de água doce (Colle & Callil 2012; Santos *et al.* 2020). A interação entres estas variáveis poderia explicar em parte a distribuição da abundância de *C. fluminea*, no entanto nós não avaliamos isto ao passo que nosso objetivo é quantificar o tamanho da população para mensurar o seu efeito ecossistêmico. É bem documentado que populações mais densas de *C. fluminea* ocorrem em áreas com sedimento e coluna d'água mais oxigenados e estes são geralmente locais mais rasos (McMahon 2002; Bagatini & Benedito 2007). Nós amostramos as populações somente na região litorânea, consequentemente em áreas de menor profundidade (e.g., p4), onde encontramos as maiores densidades e possivelmente habitat requisito para bivalves de água doce como *Corbicula* (McMahon 2002).

Estudos prévio no Rio Ribeirão das Lajes e no reservatório evidenciam que *Corbicula fluminea* é o invertebrado e molusco que domina a região bentônica em termos de abundância e densidade (Miyahira *et al.* 2017; Branco *et al.* 2019). Em termos de biomassa, este estudo fornece os primeiros dados quantitativos para o Rio Ribeirão das Lajes. Nossos resultados reforçam observações interiores e enfatizam estabelecimento de densas populações de *C. fluminea* no reservatório, com locais cujas as densidade e biomassa por área ultrapassam a média da espécie em todo o sistema. Com a densidade, e possivelmente a biomassa, concentradas em uma única

espécie, mudanças no ecossistema em questão são potencialmente mediadas por este único consumidor.

Filtração

Nossa modelagem híbrida aborda a essencialidade de examinar os efeitos de fatores intrínsecos e extrínsecos para medir o impacto das taxas de filtração de bivalves de água doce utilizando a espécie *Corbicula fluminea* como modelo. As interações entre os diferentes fatores e suas contribuições relativas nas taxas de depuração permanecem em grande parte desconhecidas para bivalves (Marescaux *et al.* 2016; Hills *et al.* 2020; Pouil *et al.* 2021; Rollwagen-Bollens *et al.* 2021). É especialmente desafiador avaliar quais fatores podem interferir no processo de filtração em campo, uma vez que mudanças espaço-temporais do efeito da filtração são concomitantemente influenciadas pela interação de múltiplos fatores ambientais, portanto muitas das estimativas de impacto são extrapolações de um determinado modelo (Cerco & Noel 2007, 2010; Ben-Hamadou *et al.* 2012; Pigneur *et al.* 2014; Buelow & Waltham 2020; Pouil *et al.* 2021). Mesmo modificadas e estimadas, nossas taxas estão de acordo com o observado na literatura para espécies de *Corbicula* (Way *et al.* 1990; Vohmann *et al.* 2010; Atkinson *et al.* 2011; Buelow & Waltham 2020; Pouil *et al.* 2021), portanto acreditamos na validade de nossas extrapolações. Ao passo que nossa principal proposta é quantificar e magnificar efeito ecossistêmico de *C. fluminea*, este estudo fornece a primeira avaliação dos efeitos funcionais provocados pela filtração e biodeposição em um ambiente neotropical.

O reservatório é um ecossistema homogêneo (i.e., com pouca variação ambiental) (Branco *et al.* 2019), frente a isto os fatores bióticos (e.g., densidade e tamanho corpóreo) parecem explicar melhor o impacto cumulativo ao longo do eixo longitudinal. Em um contexto espacial, a filtração total e volume total filtrado aumentam ao longo do eixo amostrado em ambas as coletas. Este padrão obedece a distribuição e abundância da população no reservatório, bem como a variação biométrica da *C. fluminea*. Apesar da filtração total aumentar em função tamanho dos indivíduos, as taxas específicas ($L\ h^{-1}\ g\ STDm^{-1}$) diminuem (tabela 8). Isto pode ser explicado pelo fato de que indivíduos menores de *C. fluminea* possuem taxas metabólicas maiores que indivíduos médios e grandes, portanto os indivíduos pequenos são metabolicamente mais ativos e alocam mais energia para crescimento (e.g., anabolismo de carboidratos) (Xiao *et al.* 2014). Nesse sentido, os indivíduos menores e mais frequentes no reservatório têm papel importante na contribuição do impacto causado pela filtração. De fato, nos pontos em que estes indivíduos são mais abundantes, prevemos, o maior efeito da filtração.

Observamos maior capacidade de filtração junto à melhor condição dos indivíduos no verão de 2020. Um outro fator intrínseco que pode parcialmente explicar esta tendência, é o

período de reprodução. Os índices de condição maiores no verão podem refletir a o peso adicional de larvas (Vohmann *et al.* 2010; Callil *et al.* 2012; Viergutz *et al.* 2012), ao passo que observamos alguns indivíduos incubando durante o verão (figura 26, apêndice I). A fase de reprodução pode afetar a filtração através do aumento da demanda de energia e quantidade corresponde de alimento (McMahon 2002). Isto ocorre em razão de que as larvas incubadas de *Corbicula* não realizam a própria filtração, portanto são nutricionalmente mantidos pelos adultos até serem liberados (McMahon 2002; Sousa *et al.* 2014b). Esta relação parece ser razoável ao passo que picos de filtração em *C. fluminea* estão sincronizados com períodos de reprodução (Viergutz *et al.* 2012).

Em termos de escala temporal (interanual), quando temos o ambiente do reservatório diferente entre amostragens, os fatores extrínsecos podem modular o efeito cumulativo da população. A temperatura é um fator importante ao passo que bivalves são organismos ectotérmicos, assim respondem a mudanças de temperatura através de adaptações comportamentais e fisiológicas (Xiao *et al.* 2014; Marescaux *et al.* 2016; Pouil *et al.* 2021). Por exemplo, um aumento de 5°C na temperatura ambiente pode dobrar a demanda energética de *C. fluminea* (Ortmann & Grieshaber 2003). Portanto, as taxas metabólicas e a necessidade de recursos aumentam com a temperatura (Vohmann *et al.* 2010). Nesse sentido, em teoria, a filtração e o impacto cumulativo tendem a aumentar também. De fato observamos uma diferença de 5°C entre as temperaturas médias das coletas, apesar disto não observamos diferenças significativas no impacto da filtração entre amostragens conforme hipotetizamos. Contudo prevemos a tendência de aumento da capacidade da filtração no verão (figura 22a), que pode ser parcialmente atribuído ao aumento de temperatura.

Assim como a temperatura, a concentração de partículas também pode afetar a filtração em *C. fluminea* (Lauritsen 1986; Way *et al.* 1990; Marescaux *et al.* 2016; Pouil *et al.* 2021). O modelo inicial proposto por Lauritsen (1986) demonstra que a concentração de partículas e taxas de filtração são inversamente relacionados. Entretanto este padrão não foi observado, uma vez que estimamos taxas de filtração tendencialmente maiores no verão, quando há maiores valores turbidez, COrg. na água, TDS e chl *a* (tabela 1). Neste sentido, a teoria da resposta funcional de filtradores parece não explicar a tendência que observamos. Estudos recentes sugerem maior dependência da atividade de filtração em função da temperatura do que quanto a disponibilidade de recursos. No entanto, isto pode ser reflexo da dificuldade metodológica em replicar situações em níveis suficientes para saturar a atividade de filtração (Marescaux *et al.* 2016; Pouil *et al.* 2021; Rollwagen-Bollens *et al.* 2021).

De acordo com nossas taxas corrigidas prevemos que as populações são capazes de depurar a coluna d'água em intervalos em escala de minutos e que não totalizam um dia (tabela 8), portanto reincidento a importância de *C. fluminea* como espécie chave na região bentônica do

reservatório. Mesmo corrigidas pela temperatura local e peso estimados, nossas taxas de filtração individual ($L h^{-1} ind^{-1}$) e específicas consoam dentro da amplitude de valores de outras taxas publicadas. Por exemplo, taxas individuais para *C. fluminea* podem variar entre $29 L h^{-1} ind^{-1}$ e $3252 L h^{-1} ind^{-1}$ (Boltovskoy *et al.* 1995; Viergutz *et al.* 2012). Esta alta amplitude nas taxas reflete a plasticidade da atividade de filtração de *C. fluminea* que pode ser compreendida como resposta a mudanças ambientais, bem como sugerem a capacidade da espécie em provocar impactos ecológicos nos ambientes em que está estabelecida.

Ao passo que bivalves invasores exercem efeitos negativos em diversos ecossistemas (e.g., mudanças biogeoquímicas) (Strayer *et al.* 2006; Strayer 2010; Sousa *et al.* 2014a), podem por outro lado, na ausência de espécies nativas, fornecer serviços ecossistêmicos em ambientes impactados (e.g., remoção de poluente, clarificação d'água) (Neves *et al.* 2020). O reservatório da PCH Paracambi é um ambiente modificado, localizado em uma região antropicamente impactada e sem ocorrência de espécies nativas de bivalves (Miyahira *et al.* 2017; Branco *et al.* 2019). Nós não encontramos ou identificamos outros filtradores bentônicos em nossas amostras, especialmente bivalves nativos (Unionida: Mycetopodidae e Hyriidae). Nesse sentido, considerando as semelhanças na função ecológica com as espécies nativas de bivalves (Vaughn & Hakenkamp 2001; Vaughn & Hoellein 2018), *Corbicula* poderia compensar a ausência destas espécies e deste modo ocupar a função ecossistêmica. Todavia é difícil avaliar e comparar quantitativamente a importância funcional da filtração de *C. fluminea* em relação as espécies nativas de bivalves, uma vez que há uma dissidência de dados históricos da chegada, estabelecimento, densidade e biomassa de *Corbicula* na região. Do mesmo modo para os dados populacionais, estimativas de filtração e de biodeposição da maioria das espécies de bivalves neotropicais.

Em termos de referência, *C. fluminea* parece não diferir em filtração específica com algumas espécies neotropicais (e.g., *Diplodon parallelipedon*) (Marroni *et al.* 2014), contudo, em termos absolutos, *C. fluminea* filtra um volume por unidade de massa maior do que bivalves unionideos (Leff *et al.* 1990; Vaughn & Hakenkamp 2001; Marroni *et al.* 2014; Ismail *et al.* 2016; Pouil *et al.* 2021). Espécies do gênero *Diplodon* podem ser encontradas na Bacia do Rio Guandu (Miyahira *et al.* 2017), contudo as taxas de filtração para estas espécies ainda não foram quantificadas. Embora esta comparação seja limitante, dado o cenário, possivelmente *C. fluminea* desempenha um papel e efeito ecossistêmico importante, ao menos em escala localizada e a curto prazo, devido à ausência de espécies nativas. Em curto prazo, a filtração de água parece ser um serviço ecossistêmico interessante, no entanto, a longo prazo a reposta pode não ser tão positiva. Ao passo que a biomassa e função de biofiltração estaria concentrada em uma única espécie, com rápido ciclo de vida (1-5 anos) (McMahon 2002), e considerando que eventos de mudança

climática alteram os padrões de precipitação e temperatura na região (Branco *et al.* 2009, 2019), eventos de mortalidade em massa podem ser mais frequentes. Portanto, instantaneamente perde-se o serviço ecossistêmico fornecido (McDowell *et al.* 2017). Nesse sentido, é necessário avaliar isto com cautela e, sobretudo, investigar a potencial função das espécies das nativas em sistemas neotropicais.

O potencial efeito funcional pela filtração no reservatório é evidenciado pela capacidade de *Corbicula* em depurar a coluna d'água em um intervalo inferior ao tempo de residência hidrológica, portanto atuando como controlador de entrada de matéria no sistema (i.e., exercendo um controle *top-down*). Uma limitação nossa para inferir o efeito ecossistêmico de *C. fluminea* em termos de fluxo de matéria é de não termos um ecossistema que atue como controle ou branco. Por outro lado, considerando as áreas de menor densidade como referência, notamos o decaimento do estoque de C_{Org.} suspenso nas áreas de maior densidade. Nós estimamos uma potencial redução do estoque suspenso assumindo um modelo onde esta retirada é totalmente mediada pela filtração de *Corbicula*, considerando uma coluna d'água homogênea e bem misturada. Nesse cenário os indivíduos podem acessar o seston imediatamente quando este está disponível sobre os agregados. Pigneur *et al.* (2014) estimaram que *C. fluminea* é capaz de reduzir cerca de 75% do estoque de biomassa de chl *a* através da biofiltração de agregados de 900 ind. m⁻². Em termos de comparação, adotando uma taxa de ingestão de chl *a* para *C. fluminea* de 0,412 µg g STWW⁻¹ h⁻¹ a 20 °C (Buelow and Waltham 2020), nós estimamos que a população no lago poderia ingerir cerca de ~84% da biomassa fitoplanctônica da coluna d'água. Em termos de C, prevemos que *C. fluminea* é capaz de reduzir ~ 28% do estoque no seston quando estes está sobre o agregado de indivíduos. Esta capacidade de filtração pode implicar em modificações físicas e em nível de comunidade e ecossistema. Por exemplo, através da a clarificação da coluna d'água há o aumento de luz na região bentônica, da biodeposição e excreção de nutrientes que combinados podem mudar a composição dos produtores primários (e.g., fitoplâncton para macrófitas) no lago, assim modificando a comunidade e a ciclagem de nutrientes.

Biodeposição

Assim como um agregado com 1900 ind. m⁻² remove ~ 28% de C da água, prevemos que este é capaz de biodepositar até 385 g C m⁻² h⁻¹ na forma de fezes. Nós não afirmamos que de fato *C. fluminea* deposita esta quantidade de material orgânico, mas ilustramos e estimamos o potencial bruto desta espécie em realizar esta bioengenharia de particular e depositar materiais suspensos localmente. Tendo outras espécies de bivalves como referência, nossas estimativas sobre a biodeposição de agregados são aceitáveis. Por exemplo, estima-se que a taxa de biodeposição bruta de agregados de *D. polymorpha* seja de 1,7 g C m⁻² h⁻¹ (Roditi *et al.* 1997), uma taxa menor em duas ordens de magnitude do que a aqui estimada para *Corbicula*. Já para

bivalves unionídeos, as taxas brutas podem chegar até $0,41 \text{ g C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (Strayer 2014), o que corresponde um valor em quase três ordens de magnitude menor do que os estimamos. Um fator que pode explicar estas diferenças é a densidade a qual estas taxas foram estimadas, que são $< 1900 \text{ ind. m}^{-2}$, portanto, é de se esperar que sobrestimamos a biodeposição absoluta em relação a outras espécies de bivalves. Por outro lado, Atkinson et al (2010) estimaram que *C. fluminea* possui uma taxa de biodeposição específica de $0,18 \text{ g C g STDM}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Quando corrigimos este dado pelos nossos densidade, *C. fluminea* depositaria $\sim 349 \text{ g C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, ou seja, uma taxa 14% (0,8x) menor da qual estimamos através da Eq. 9. Nós estimamos taxas específicas de biodeposição de $0,13 \text{ g C g STDM}^{-1} \text{ h}^{-1}$, que corresponde a $\sim 385 \text{ g C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Frente a isto, também sobrestimamos a deposição bruta de C para *C. fluminea*, contudo nossas estimativas são relativamente conservativas, pois encontram-se próximas ao observado na espécie. De fato *C. fluminea* tem um grande potencial em conectar compartimentos movendo carbono e isto é bem evidente pelos valores aqui estimados e extrapolados.

A biodeposição gera também um fluxo de nutrientes no ecossistema que pode ser categorizada como uma translocação, a medida que os nutrientes são transferidos entre compartimentos (Vanni et al. 2002; Strayer 2014). Além de carbono, os biodepósitos *C. fluminea* também apresentam uma porção particulada de N e P que podem impactar a ciclagem de nutrientes, no entanto pouco se sabe acerca da estequiometria das fezes e pseudofezes (Atkinson et al. 2010). Na ausência destes dados, apenas como ilustração, podemos utilizar a espécie *Corbicula australis* como referência, sabendo que ela biodeposita cerca de $18,7 \mu\text{g N ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$ e $1,16 \mu\text{g P ind.}^{-1} \text{ h}^{-1}$ entre 23 e 32° C (Buelow & Waltham 2020). Tomando estas taxas como ponto de partida, *C. fluminea* teria um potencial de biodepositar $506 \mu\text{g N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ e $93 \mu\text{g P m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ nos pontos em que atinge maior densidade. Nesse sentido, além de mover o carbono entre compartimentos, *C. fluminea* também possui a capacidade de resdisponibilizar nutrientes particulados, deste modo translocando nutrientes.

As taxas brutas de deposição não inferem a contribuição relativa de *C. fluminea* para o estoque de C, N e P particulados no reservatório, mesmo porque não avaliamos os estoques na região bentônica. Por outro lado, ilustram as potenciais implicações ecológicas (e.g., na comunidade e ecossistema) que *C. fluminea* pode exercer no reservatório. É provável que através da translocação de nutrientes, *Corbicula* biodisponibilize recursos particulados e desta formar suporte teias alimentares, beneficiando outros consumidores, inclusive outras espécies invasoras. Por exemplo, as espécies invasoras de gastrópode *Melanoides turbeculata* e *Physa acuta* ocorrem no reservatório (Miyahira et al. 2017 e observações pessoais) e este podem consumir o material biodepositado. A adição de nutrientes também pode favorecer produtores bentônicos (e.g., macrófitas submersas), as quais são espécies abundantes no reservatório. Já em escala ecossistêmica, sabe-se que a deposição de *C. fluminea* e de outros corbiculídeos, especialmente

em ecossistemas oligo-mesotróficos, tem implicações biogeoquímicas, pois aumentam a desnitrificação em sedimentos e alteram a composição microbiana (Welsh 2003; Turek & Hoellein 2015; Welsh *et al.* 2015).

Remineralização de nutrientes

A contribuição de um consumidor para a dinâmica de nutrientes pode ser influenciada pela sua biomassa, taxas de excreção, pela concentração ambiental e outras fontes de regeneração (Cross *et al.* 2008; Atkinson & Vaughn 2015; Atkinson *et al.* 2017). A amplitude de valores na concentração de nutrientes excretados ao longo do eixo longitudinal do reservatório refletiu a estrutura e distribuição da população. Nossos resultados sugerem que quando populações locais atingem grandes densidades e armazenam alta biomassa, estas têm grande capacidade em atuar como fonte de nutrientes solúveis para o estoque ambiental através da excreção. Nós prevemos que a população de *C. fluminea* tem a capacidade de disponibilizar uma quantidade de P, antes deste ser assimilado por produtores, até 30 vezes maior que a disponível no estoque (figura 22d). Quando se trata de reservatórios ou lagos rasos, macroinvertebrados bentônicos contribuem significativa e localmente para o fluxo e reciclagem de nutrientes nestes sistemas através da excreção (Ji *et al.* 2015; Peng *et al.* 2020). É bem conhecido que *C. fluminea* recicla grandes quantidades de P em lagos e estas concentrações consoam com o aumento da quantidade de nutrientes nos estoques (Peng *et al.* 2020). De fato, apesar de fraca, observamos uma correlação positiva entre o aumento das concentrações de SRP ambiental de acordo com o volume de nutrientes adicionados pela população de *C. fluminea* (figura 23).

Por outro lado, a excreção de N não seguiu o padrão da distribuição dos agregados, mesmo em pontos de maior densidade, nesse sentido a contribuição das populações via excreção de $\text{NH}_4\text{-N}$ parece não ser substancial para o estoque ambiental. O lago do reservatório da PCH Paracambi é um ecossistema oligo-mesotrófico, neste sentido, uma maior disponibilidade de SRP via excreção pode aliviar a limitação local e favorecer a produção primária. Caso *C. fluminea* de fato excrete as quantidades em P aqui estimadas, a diferença entre o estoque ambiental e o conteúdo excretado, sugere altas taxas de assimilação por produtores primários. Nós temos a limitação de não medirmos a demanda ambiental por nutrientes no reservatório, portanto não podemos afirmar acerca da importância relativa da excreção para o sistema. Nós modelamos a capacidade que *C. fluminea* possui de remineralizar nutrientes ao longo do reservatório, portanto não podemos afirmar que as quantidades estimadas foram de fato excretadas pela população. No entanto, as concentrações de P no lago estão positivamente correlacionadas com as excreções estimadas, isto ilustra que *C. fluminea* potencialmente atua como recicladora de P nas áreas com agregados de alta biomassa.

O tempo de vida de *C. fluminea* é mais curto (1-5) em comparação com outras espécies de bivalves de água doce (10–25 anos) (McMahon 2002; Haag 2012). Nesse sentido, com ciclo de vida rápido e taxas metabólicas mais aceleradas (McMahon 2002; Xiao *et al.* 2014), *C. fluminea* tem a limitada capacidade de atuar como sumidouro de nutrientes. É bem reconhecido que *C. fluminea* disponibiliza nutrientes via excreção (Ji *et al.* 2015; Peng *et al.* 2020), bioturbação (Zhang *et al.* 2010, 2013) ou cria pulsos de nutrientes via a decomposição da biomassa através dos eventos de morte massivos (Ilari & Sousa 2014; McDowell *et al.* 2017). Nestes contextos, a adição de nutrientes pode provocar a eutrofização e queda na qualidade de água (Cooper *et al.* 2005). Em ecossistemas oligo-mesotróficos cuja a limitação de nutrientes é um fator importante, agregados de espécies invasoras podem atuar como hotspots biogeoquímicos fornecendo nutrientes limitantes pela excreção (Capps & Flecker 2013). Para tanto, é necessário que o consumidor se distribua espacialmente em agregados que gerem fluxos do nutrientes limitante (McIntyre *et al.* 2008; Atkinson & Vaughn 2015). Quando comparamos áreas de menor agregação (e.g., p1) e de maior agregação (e.g., p4), a concentração ambiental de SRP é até 4x maior no inverno e 2x maior no verão na área de maior agregação. Isto sugere que a distribuição espacial de *C. fluminea* gera pulsos locais de remineralização de P nas áreas em que a população é mais abundante. Produtores como picocianobactérias e clorofíceas, muito abundantes no reservatório, podem ser beneficiar desta adição de nutrientes. Por exemplo, cianobactérias capazes de fixar N podem ser limitadas por P, portanto se beneficiar desta adição via excreção e produzirem *blooms* potencialmente nocivos. Nesse sentido, *C. fluminea* poderia modular a qualidade de água exercendo um efeito *bottom-up* nestes produtores dominantes.

A contribuição de consumidores aos processos biogeoquímicos no ecossistema também varia temporalmente como resultado de outros fatores extrínsecos (McIntyre *et al.* 2008; Capps & Flecker 2013; Atkinson *et al.* 2017). Nós hipotizamos variação interanual no efeito da excreção de nutrientes, no entanto não observamos diferença significativa na excreção entre o inverno seco e verão chuvoso (figura 24). Apesar disto, observamos a tendência de aumento nas taxas de excreção durante o verão de 2020. As taxas de excreção de *C. fluminea* tendem a aumentar com a temperatura e biomassa (Lauritsen & Mozley 1989; Xiao *et al.* 2014; Peng *et al.* 2020). No verão de 2020 observamos um aumento de 5°C na temperatura ambiente, contudo nós não incluímos o efeito da temperatura no modelo utilizado. Portanto, é mais provável que esta tendência de crescimento no impacto cumulativo possa estar associada ao aumento da biomassa por área encontrada no verão de 2020.

De indivíduos a ecossistema: um modelo conceitual dos efeitos ecossistêmicos de *Corbicula fluminea* no reservatório e perspectivas futuras

Quando organismos como a *Corbicula* atingem densidades e biomassa muito altas, estes transacionam entre engenheiros ecossistêmicos e espécies chaves, fundamentalmente modulando

funções ecológicas no ecossistema. Como aqui evidenciado, *C. fluminea* tem alta capacidade em acelerar processos ecossistêmicos chave como a dinâmica de matéria orgânica, de nutrientes e modular a composição da biota da água através de processos *top-down* ou *bottom-up*. Ao passo que espécies invasoras alteram o ecossistema e trazem prejuízos em diversas esferas, também podem substituir funcionalmente espécies nativas, localmente extirpadas, e, portanto, fornecer serviços ecossistêmicos a curto prazo. Aqui, estimamos e sintetizamos a capacidade bruta que *C. fluminea* possui em depurar partículas da coluna d'água, de biodepositar e regenerar nutrientes.

Nós ilustramos estes processos através no modelo conceitual expresso na figura 25. Através da biofiltração as populações de *C. fluminea* translocam nutrientes particulados entre as regiões pelágicas e bêntica, onde estes elementos são assimilados ou egestados (figura 25, a). Neste processo as populações podem reduzir expressivamente os estoques de carbono e a biomassa fitoplanctônica no reservatório, acelerando a decantação de partículas através da biodeposição (figura 25, b). Esta egestão de particulados podem acelerar os ciclos biogeoquímicos no sedimento, pois aumentam a demanda de oxigênio no compartimento por meio do acúmulo dos depósitos (figura 25, c). Ao passo que a população é dominada por indivíduos menores e mais ativos, podem aumentar o fornecimento de oxigênio via bioturbação e facilitar processos de nitrificação e desnitrificação conduzida por microrganismos (figura 25, d). Por outro lado, o acúmulo deste material orgânico também poderia interromper a nitrificação e aumentar a difusão de compostos reduzidos e fosfatos, especialmente nos trechos de menor abundância ou dominado por indivíduos maiores e menos ativos (figura 25, e). Portanto é possível que as populações acelerem estes processos ecossistêmicos a partir da bioengenharia de translocar e transformar elementos.

A alta capacidade da população em remineralizar volumes de fósforo superior aos estoques ambientais, somada a clarificação da coluna d'água, facilita a penetração de luz no sedimento e favorece outros produtores primários (figura 25, f). Ao passo que as populações podem exercer um efeito *top-down* filtrando o fitoplâncton (figura 25, a), também exercem um efeito *bottom-up* via excreção (figura 25, f-g). O lago da PCH Paracambi é abundante em macrófita submersas e flutuantes, portanto é possível que estas assimilam parte dos nutrientes regenerados por *C. fluminea*. Adicionalmente, *Corbicula* cria um mecanismo de *feedback* positivo, uma vez que os produtos excretados também podem ser assimilados por produtores fitoplanctônicos, como as picocianobactérias que são abundantes no lago, e posteriormente consumidos (figura 25, a e g).

As estimativas de fato ilustram o grande potencial que os indivíduos de *C. fluminea* possuem em modular processos ecossistêmicos no reservatório, portanto reincidentem a importância de monitoramento e modelos que avaliam os impactos. Considerando que as populações de *C.*

fluminea estão estabelecidas e naturalizadas no Rio Ribeirão das Lajes, é essencial que a próximas avaliações considerem os desbalanços que condições ambientais de fundo causam sobre as taxas brutas, para assim o impacto líquido ser então avaliado. Por exemplo, através modelos de balanço de massa (equações matemáticas diferenciais), podemos prever o quanto de carbono pode ser estocado em biomassa por área, considerando o desbalanço entre frações alocadas para respiração ou perdidas em outros processos metabólicos. Do mesmo modo, estes modelos diferenciais podem ser aplicados para processos de biodeposição e excreção, onde seja considerado quanto do material egestado ou excretado é fisicamente perdido ou assimilado por outros componentes do sistema (e.g., produtores e consumidores). Assim, quando combinados, estes modelos podem gerar previsões líquidas dos efeitos ecossistêmicos. Deste modo, os benefícios ou prejuízos sobre o ambiente em questão ou a importância relativa dos processos modulados para serviços ecossistêmicos poderão ser de fato avaliadas e definidos.

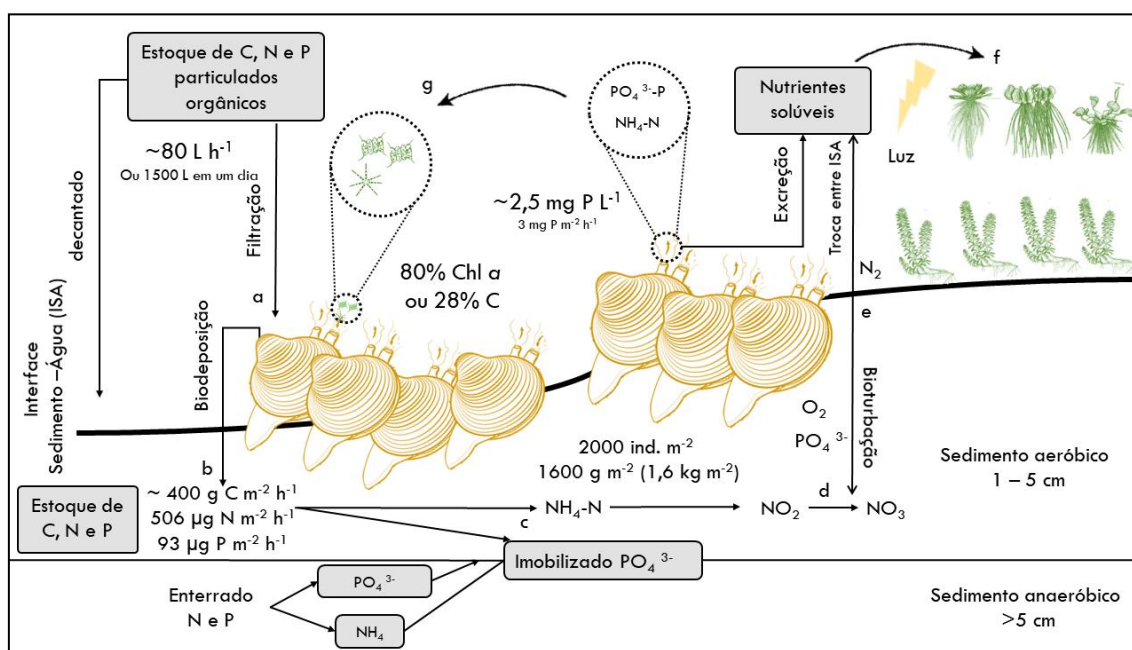


Figura 25. Ilustração das estimativas de filtração, deposição e excreção realizadas por *Corbicula fluminea* associados a um modelo conceitual do comportamento e efeito ecossistêmicos da população no reservatório. Para as letras na imagem ler texto acima.

Conclusão

Dado a importância ecossistêmica de *Corbicula fluminea* em ambientes aquáticos, há uma série de dados (secundários a este estudo) de taxas de filtração e excreção disponíveis. No entanto, fatores bióticos ou abióticos podem interferir nestes processos metabólicos. Frente a isto, as estimativas elencadas devem ser adicionalmente avaliadas quanto à aplicabilidade e viabilidade

do cenário em questão. Na impossibilidade de realizar experimentos laboratoriais, os modelos empíricos de estimativas secundários, baseados em dados biométricos, quando combinados e corrigidos pelos dados de monitoramento pretéritos, possuem alta aplicabilidade e viabilidade em estudos de avaliação do potencial impacto absoluto de organismo aquáticos. Dados de biométricos são medidas relativamente fáceis de apurar ou estão disponíveis em estudos de longa duração. Este conjunto de dados permitem a análise cruzada das contribuições dos animais para a função do ecossistema, bem como fornecem uma base científica para demais estudos.

Combinando dados secundários e corrigindo para a realidade do reservatório da PCH Paracambi, estimamos as taxas brutas de filtração, biodeposição e excreção de *C. fluminea*. Estas taxas elucidam a capacidade de *C. fluminea* modular processos ecossistêmicos. Quando combinados a dados populacionais, estimamos o efeito ecossistêmico provocado através da eficiente capacidade das populações em depurar e filtrar a coluna d'água, particular e transferir partículas entre compartimentos e regenerar nutrientes solúveis em intervalos muito curtos. Estes efeitos seguem a distribuição da abundância da população ao longo do eixo longitudinal do reservatório. Nesse sentido, como a biomassa por área e densidade aumentam ao longo do eixo longitudinal, ocorre um aumento progressivo dos efeitos, portanto caracterizando um gradiente e potencialmente criando áreas de depleção de matéria suspensa e pulsos de regeneração fósforo solúvel reativo.

Apesar de não encontrarmos diferenças significativas entre os efeitos de filtração e excreção entre os períodos, desta forma refutando nossa segunda hipótese, observamos uma tendência de aumento dos efeitos no verão de 2020, deste modo influenciando em termos absolutos o efeito ecossistêmico. Através do monitoramento limnológico e da população, adicionamos as variáveis locais (e.g., temperatura e CO) que afetam os processos metabólicos em *C. fluminea*, e estas corrigiram as taxas de filtração e biodeposição que demonstraram ser conservativas em relação a outras taxas publicadas. Através da avaliação dos modelos de biomassa, estimamos valores acurados para as classes de tamanho dominantes na população, portanto, quantificando a capacidade de filtração, biodeposição e excreção com mais precisão.

Os altos valores de densidades e biomassa observados refletem que *C. fluminea* possivelmente ocupa um papel funcional importante no reservatório. O grande potencial de *C. fluminea* em filtrar, biodepositar e excretar no reservatório, estimados a partir das medidas de biomassa e comprimento, ilustram que quantitativamente as populações são capazes de modular estes processos ecossistêmicos quando atingem altas densidades. De fato, observamos o decaimento dos conteúdos de carbono na água e aumento da concentração de nutrientes em áreas do reservatório, cuja a densidade local ultrapassa a média do reservatório. Nossa avaliação acerca da importância relativa de *C. fluminea* nestes processos é limitada, devido à ausência de dados

para outras espécies nativas que também poderiam performar estes processos. Assim como dados históricos da chegada de *Corbicula* no Rio Ribeirão das Lajes que acompanhem as mudanças nas comunidades (e.g., de produtores primários, demanda do ecossistema) e dos fatores abióticos locais (e.g., hidrodinâmicos). Por outro lado, dado que encontramos estimativas conservadoras, quantitativamente, nossos resultados sugerem que *C. fluminea* atua como espécie chave no reservatório. Nesse sentido, antecipamos que as populações agem como um catalisador da deposição de partículas e de regeneração de fósforo no lago.

Apêndice I



Figura 26. Brânquias de *C. fluminea* dissecadas e secas contendo larvas incubadas. Indivíduo oriundo da coleta de verão de 2020.



Figura 27. Dimensões da concha de *Corbicula fluminea*.

Tabela 3 Resultados da análise de variância de dois fatores (Two-way; 2-ANOVA).

Análise	Variável	Fator	Df	Sum Sq	Mean Sq	F-value	<i>P</i>
ANOVA	CT	coleta	1	2.16E+12	2.16E+12	37,76	0,00
		Residuals	27	1.54E+14	5.72E+14		
ANOVA	CI	coleta	1	2.14E+14	2.14E+14	7,73	0,033
		Residuals	57	2.57E+13	4.51E+14		
ANOVA	COrg.	coleta	1	9,81	9,9	31,99	0.000
		Residuals	28	8,58	0,30		
ANOVA	DOC	coleta-lago	1	2.10E+14	2.10E+14	244,91	0,023
		Residuals	28	2.40E+14	8.58E+14		
ANOVA	POC	coleta	1	4.33E+14	4.33E+14	0,370	0,55
		Residuals	16	1.85E+10	1.16E+13		
ANOVA	NT	coleta	1	1.65E+05	1.65E+05	1.90E+00	0.180
		Residuals	27	2.35E+09	8.72E+04		
ANOVA	PT						

		coleta	1	5.84E+09	5.84E+09	3,427	0.080
		Residuals	18	3.06E+09	1.70E+09		
	SRP						
ANOVA		coleta	1	0.151	0.150	0.670	0.420
		Residuals	18	4.03E+09	0.220		
	SL						
2-ANOVA		ponto	4	2.97	0.74	4.87	0.000
		coleta	1	7.24	7.24	47.51	0.000
		ponto:coleta	4	2.30	5.75	37.73	0.000
		Residuals	839	127.88	0.15		
	SH						
2-ANOVA		ponto	4	3.28	0.82	5.90	0.000
		coleta	1	9.36	9.36	67.27	0.000
		ponto:coleta	4	20.31	5.08	36.48	0.000
		Residuals	836	116.33	0.14		
	SWI						
2-ANOVA		ponto	4	1.92	0.48	4.42	0.000
		coleta	1	6.90	6.90	63.77	0.000
		ponto:coleta	4	13.62	3.41	31.47	0.000
		Residuals	836	90.47	0.11		
	SHDM						
2-ANOVA		ponto	4	1.86	0.47	4.82	0.000
		coleta	1	3.49	3.49	36.11	0.000
		ponto:coleta	4	7.88	1.97	20.36	0.000
		Residuals	839	81.17	0.10		
	STDM						

2- ANOVA	ponto	4	0.03	0.01	4.46	0.000
	coleta	1	0.05	0.05	38.11	0.000
	ponto:coleta	4	0.13	0.03	22.17	0.000
	Residuals	839	1.20	0.00		
TDM						
2- ANOVA	ponto	4	1.91	0.48	4.80	0.000
	coleta	1	3.59	3.59	36.18	0.000
	ponto:coleta	4	8.11	2.03	20.42	0.000
	Residuals	839	83.29	0.10		
SHWM						
2- ANOVA	ponto	4	1.45	0.36	3.97	0.000
	coleta	1	3.79	3.79	41.44	0.000
	ponto:coleta	4	7.55	1.89	20.66	0.000
	Residuals	839	76.67	0.09		
STWM						
2- ANOVA	ponto	4	0.27	0.07	8.44	0.000
	coleta	1	0.00	0.00	0.37	0.550
	ponto:coleta	4	0.80	0.20	24.88	0.000
	Residuals	839	6.78	0.01		
TWM						
2- ANOVA	ponto	4	3.83	0.96	8.82	0.000
	coleta	1	0.14	0.14	1.33	0.250
	ponto:coleta	4	10.09	2.52	23.23	0.000
	Residuals	839	91.09	0.11		

2- ANOVA	SMI					
	ponto	4	2.96E-04	7.39E-05	1.45E+04	0.000
	coleta	1	1.92E-03	1.92E-03	3.78E+05	0.000
	ponto:coleta	4	8.63E-07	2.16E-07	4.24E+01	0.000
	Residuals	839	4.26E-06	5.08E-09		

Referências bibliográficas

- APHA. 2005. “Standar Methods for the Examination of Water and Wastewater.” *American Public Health Association*, Washington DC: Centennial. [https://doi.org/ISBN 9780875532356](https://doi.org/ISBN%209780875532356).
- Arnott, D L, and M J Vanni. 1996. “Nitrogen and Phosphorus Recycling by the Zebra Mussel (*Dreissena Polymorpha*) in the Western Basin of Lake Erie.” *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53 (3): 646–59. <https://doi.org/10.1139/f95-214>.
- Atkinson, Carla L., Krista A. Capps, Amanda T. Rugenski, and Michael J. Vanni. 2017. “Consumer-Driven Nutrient Dynamics in Freshwater Ecosystems: From Individuals to Ecosystems.” *Biological Reviews* 92 (4): 2003–23. <https://doi.org/10.1111/brv.12318>.
- Atkinson, Carla L., Matt R. First, Alan P. Covich, Stephen P. Opsahl, and Stephen W. Golladay. 2011. “Suspended Material Availability and Filtration–Biodeposition Processes Performed by a Native and Invasive Bivalve Species in Streams.” *Hydrobiologia* 667 (1): 191–204. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0640-5>.
- Atkinson, Carla L., Thomas B. Parr, Brian C. van Ee, Daniel D. Knapp, Monica Winebarger, Kyle J. Madoni, and Wendell R. Haag. 2020. “Length-Mass Equations for Freshwater Unionid Mussel Assemblages: Implications for Estimating Ecosystem Function.” *Freshwater Science* 39 (3): 377–90. <https://doi.org/10.1086/708950>.
- Atkinson, Carla L., and Caryn C. Vaughn. 2015. “Biogeochemical Hotspots: Temporal and Spatial Scaling of the Impact of Freshwater Mussels on Ecosystem Function.” *Freshwater Biology* 60 (3): 563–74. <https://doi.org/10.1111/fwb.12498>.
- Atkinson, Carla L., Stephen P Opsahl, Alan P Covich, Stephen W Golladay, and L Mike Conner. 2010. “Stable Isotopic Signatures, Tissue Stoichiometry, and Nutrient Cycling (C and N) of Native and Invasive Freshwater Bivalves.” *Journal of the North American Benthological Society* 29 (2): 496–505. <https://doi.org/10.1899/09-083.1>.

- Bagatini, Y M, and J & Benedito. 2007. "Temporal and Longitudinal Variation of *Corbicula fluminea* (Mollusca, Bivalvia) Biomass in the Rosana Reservoir, Brazil." *Acta Limnol. Bras.* Vol. 19.
- Ben-Hamadou, R., N. Atanasova, and E. Wolanski. 2012. *Ecohydrology Modeling: Tools for Management. Treatise on Estuarine and Coastal Science.* Vol. 10. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374711-2.01016-0>.
- Benke', Arthur C, " Alexander, Leonard D Huryn~, A Smock^, and J Brucewall Ace^.
1999. "Length-Mass Relationships for Freshwater Macroinvertebrates in North America with Particular Reference to the Southeastern United States." *Am Benthol. Soc.* Vol. 18.
- Benstead, Jonathan P., Michelle A. Evans-White, Catherine A. Gibson, and James M. Hood. 2017. "Elemental Content of Stream Biota." In *Methods in Stream Ecology*, 2:255–73. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-813047-6.00014-0>.
- Boltovskoy, Demetrio, and Nancy Correa. 2015. "Ecosystem Impacts of the Invasive Bivalve *Limnoperna Fortunei* (Golden Mussel) in South America." *Hydrobiologia*. Kluwer Academic Publishers. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1882-9>.
- Boltovskoy, Demetrio, Irina Izaguirre, and Nancy Correa. 1995. "Feeding Selectivity of *Corbicula fluminea* (Bivalvia) on Natural Phytoplankton." *Hydrobiologia* 312 (3): 171–82. <https://doi.org/10.1007/BF00015510>.
- Branco, Christina W.C., Betina Kozlowsky-Suzuki, Izidro F. Sousa-Filho, Alcides W.S. Guarino, and Rinaldo J. Rocha. 2009. "Impact of Climate on the Vertical Water Column Structure of Lajes Reservoir (Brazil): A Tropical Reservoir Case." *Lakes & Reservoirs: Research & Management* 14 (3): 175–91. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1770.2009.00403.x>.
- Branco, Christina W.C., and Pedro A.C. Senna. 1996. "Relations among Heterotrophic Bacteria, Chlorophyll- a, Total Phytoplankton, Total Zooplankton and Physical and Chemical Features in the Paranoá Reservoir, Brasília, Brazil." *Hydrobiologia* 337 (1–3): 171–81. <https://doi.org/10.1007/bf00028518>.
- Branco, Christina Wyss Castelo, João José Fonseca Leal, Vera Lúcia de Moraes Huszar,

- Daniel da Silva Farias, Tatiana Dillenbug Saint’Pierre, Izidro Ferreira Sousa-Filho, Elisabete Fernandes de Albuquerque de Palermo, Alcides Wagner Serpa Guarino, Adalto Rodrigues Gomes, and Betina Kozlowsky-Suzuki. 2019. “New Lake in a Changing World: The Construction and Filling of a Small Hydropower Reservoir in the Tropics (Rio de Janeiro, Brazil).” *Environmental Science and Pollution Research* 26 (35): 36007–22. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-06665-y>.
- Brown, James H., James F. Gillooly, Andrew P. Allen, Van M. Savage, and Geoffrey B. West. 2004. “TOWARD A METABOLIC THEORY OF ECOLOGY.” *Ecology* 85 (7): 1771–89. <https://doi.org/10.1890/03-9000>.
- Buelow, Christina A, and Nathan J Waltham. 2020. “Restoring Tropical Coastal Wetland Water Quality: Ecosystem Service Provisioning by a Native Freshwater Bivalve.” *Aquatic Sciences* 82: 77. <https://doi.org/10.1007/s00027-020-00747-7>.
- Bullard, Allison E., and Anne E. Hershey. 2013. “Impact of *Corbicula fluminea* (Asian Clam) on Seston in an Urban Stream Receiving Wastewater Effluent.” *Freshwater Science* 32 (3): 976–90. <https://doi.org/10.1899/12-071.1>.
- Burnham, Kenneth P., Anderson, David R. 2007. “Introduction.” In *Model Selection and Multimodel Inference*, 1–48. New York, NY: Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-0-387-22456-5_1.
- Callil, C T, and M C Mansur. 2002. “Corbiculidae in the Pantanal: History of Invasion in Southeast and Central South America and Biometrical Data.” *Amazoniana* 17 (January): 153–67.
- Callil, Claudia Tasso, Krinski D, and FA Silva. 2012. “Variations on the Larval Incubation of *Anodontites trapesialis* (Unionoida , Mycetopodidae): Synergetic Effect of the Environmental Factors and Host Availability.” *Braz. J. Biol.* 72 (3): 545–52.
- Capps, Krista A., and Alexander S. Flecker. 2013. “Invasive Fishes Generate Biogeochemical Hotspots in a Nutrient-Limited System.” Edited by Diego Fontaneto. *PLoS ONE* 8 (1): e54093. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0054093>.
- Cataldo, Daniel, Inés O’farrell O’farrell, Esteban Paolucci, Francisco Sylvester, and

- Demetrio Boltovskoy. 2012. "Impact of the Invasive Golden Mussel (*Limnoperna fortunei*) on Phytoplankton and Nutrient Cycling." *Aquatic Invasions* 7 (1): 91–100. <https://doi.org/10.3391/ai.2012.7.1.010>.
- Cerco, Carl F., and Mark R. Noel. 2010. "Monitoring, Modeling, and Management Impacts of Bivalve Filter Feeders in the Oligohaline and Tidal Fresh Regions of the Chesapeake Bay System." *Ecological Modelling* 221 (7): 1054–64. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.07.024>.
- Cerco, Carl F., and Mark R. Noel. 2007. "Can Oyster Restoration Reverse Cultural Eutrophication in Chesapeake Bay?" *Estuaries and Coasts* 30 (2): 331–43. <https://doi.org/10.1007/BF02700175>.
- Chappell, Jessica, Stefanie Whitmire, David Sotomayor-Ramírez, and Gustavo Martínez-Rodríguez. 2019. "Effects of *Corbicula fluminea* on the Nutrient Concentration and Phytoplankton Biomass of Tropical Reservoirs." *International Aquatic Research* 11 (4): 401–15. <https://doi.org/10.1007/s40071-019-00247-x>.
- Cohen, Ronald R. H., Paul V. Dresler, Elizabeth J. P. Phillips, and Robert L. Cory. 1984. "The Effect of the Asiatic Clam, *Corbicula fluminea*, on Phytoplankton of the Potomac River, Maryland." *Limnology and Oceanography* 29 (1): 170–80. <https://doi.org/10.4319/lo.1984.29.1.0170>.
- Colle, AC., and CT. Callil. 2012. "Environmental Influences on the Composition and Structure of the Freshwater Mussels in Shallow Lakes in the Cuiabá River Floodplain." *Brazilian Journal of Biology* 72 (2): 249–56. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842012000200004>.
- Conroy, Joseph D., William J. Edwards, Ruth A. Pontius, Douglas D. Kane, Hongyan Zhang, John F. Shea, Julie N. Richey, and David A. Culver. 2005. "Soluble Nitrogen and Phosphorus Excretion of Exotic Freshwater Mussels (*Dreissena* Spp.): Potential Impacts for Nutrient Remineralisation in Western Lake Erie." *Freshwater Biology* 50 (7): 1146–62. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01392.x>.
- Cooper, Naomi L., Joseph R. Bidwell, and Donald S. Cherry. 2005. "Potential Effects of Asian Clam (*Corbicula fluminea*) Die-Offs on Native Freshwater Mussels (Unionidae) II: Porewater Ammonia." *Journal of the North American Benthological*

Society 24 (2): 381–94. <https://doi.org/10.1899/04-074.1>.

Cross, Wyatt F, A Ram, A Santana, and L Silvestrini Santiago. 2008. “Toward Quantifying the Relative Importance of Invertebrate Consumption and Bioturbation in Puerto Rican Streams” 40 (4): 477–84.

Faust, Christina, David Stallknecht, David Swayne, and Justin Brown. 2009. “Filter-Feeding Bivalves Can Remove Avian Influenza Viruses from Water and Reduce Infectivity.” *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276 (1673): 3727–35. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0572>.

Fernandez, M.A., S.C. Thiengo, and L.R.L. Simone. 2003. “Distribution of the Introduced Freshwater Snail *Melanoides Turbeculatus* (Gastropoda: Thiaridae) in Brazil.” *The Nautilus* 117 (3): 78–82.

Filho, Décio Tubbs, and Janaina Silva Vettorazzi. 2012. In *Bacia Hidrográfica Dos Rios Guandu da Guarda e Guandu-Mirim*, edited by Décio Tubbs Filho, Julio Cesar Oliveira Antunes, and Janaina Silva Vettorazzi, INEA, 257–71. Rio de Janeiro.

Filho, Décio tubbs, and Julio Cesar oliveira antunes Janaina Silva Vettorazzi. 2012. *Bacia Hidrográfica Dos Rios Guandu da Guarda e Guandu-Mirim*. Edited by Décio tubbs Filho, Julio Cesar oliveira Antunes, and Janaina Silva Vettorazzi. INEA. Rio de Janeiro.

Fox, John, and Sanford Weisberg. 2019. *An {R} Companion to Applied Regression*. Third. Thousand Oaks {CA}: Sage. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>.

Gergs, René, Karsten Rinke, and Karl Otto Rothhaupt. 2009. “Zebra Mussels Mediate Benthic-Pelagic Coupling by Biodeposition and Changing Detrital Stoichiometry.” *Freshwater Biology* 54 (7): 1379–91. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02188.x>.

Grothendieck, G. 2013. “Nls2: Non-Linear Regression with Brute Force.” <https://cran.r-project.org/package=nls2>.

Haag, Wendell R. 2012. *North American Freshwater Mussels: Natural History, Ecology*

and Conservation. Cambridge University Press.

- Hakenkamp, Christine C., and Margaret A. Palmer. 1999. "Introduced Bivalves in Freshwater Ecosystems: The Impact of *Corbicula* on Organic Matter Dynamics in a Sandy Stream." *Oecologia*. SpringerInternational Association for Ecology. <https://doi.org/10.2307/4222327>.
- Havel, John E., Carol Eunmi Lee, and Jake M. Vander Zanden. 2005. "Do Reservoirs Facilitate Invasions into Landscapes?" *BioScience* 55 (6): 518–25. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0518:drfiil\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0518:drfiil]2.0.co;2).
- Hills, Amber, Simon Pouil, Dan Hua, and Teresa J. Mathews. 2020. "Clearance Rates of Freshwater Bivalves *Corbicula fluminea* and *Utterbackia Imbecillis* in the Presence and Absence of Light." *Aquatic Ecology* 54 (4): 1059–66. <https://doi.org/10.1007/s10452-020-09793-7>.
- Hopper, Garrett W., Shuo Chen, Irene Sánchez González, Jamie R. Bucholz, Yue Han Lu, and Carla L. Atkinson. 2021. "Aggregated Filter-Feeders Govern the Flux and Stoichiometry of Locally Available Energy and Nutrients in Rivers." *Functional Ecology*, no. June 2020: 1–13. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13778>.
- Horgan, M J, and E L Mills. 1997. "Clearance Rates and Filtering Activity of Zebra Mussel (*Dreissena Polymorpha*): Implications for Freshwater Lakes." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54 (2): 249–55. <https://doi.org/10.1139/f96-276>.
- Horikoshi, Masaaki, and Yuan Tang. 2018. "Ggfortify: Data Visualization Tools for Statistical Analysis Results." <https://cran.r-project.org/package=ggfortify>.
- Huyvaert, Kathryn P., Jenny S. Carlson, Kevin T. Bentler, Kacy R. Cobble, Dale L. Nolte, and Alan B. Franklin. 2012. "Freshwater Clams as Bioconcentrators of Avian Influenza Virus in Water." *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* 12 (10): 904–6. <https://doi.org/10.1089/vbz.2012.0993>.
- Ilarri, Martina, and Ronaldo Sousa. 2014. "*Corbicula fluminea* Müller (Asian Clam)," no. January 2011.

- Ismail, Niveen S., Jake P. Tommerdahl, Alexandria B. Boehm, and Richard G. Luthy. 2016. "Escherichia Coli Reduction by Bivalves in an Impaired River Impacted by Agricultural Land Use." *Environmental Science and Technology* 50 (20): 11025–33. <https://doi.org/10.1021/acs.est.6b03043>.
- Jeppesen, E, Ae M Meerhoff, Ae B A Jacobsen, Ae R S Hansen, Ae M Søndergaard, Ae J P Jensen, Ae T L Lauridsen, et al. 2007. "Restoration of Shallow Lakes by Nutrient Control and Biomanipulation-the Successful Strategy Varies with Lake Size and Climate." *Hydrobiologia* 581: 269–85. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0507-3>.
- Ji, Lei, Chunlei Song, Xiuyun Cao, Yiyong Zhou, and Daogui Deng. 2015. "Spatial Variation in Nutrient Excretion by Macrozoobenthos in a Chinese Large Shallow Lake (Lake Taihu)." *Journal of Freshwater Ecology* 30 (1): 169–80. <https://doi.org/10.1080/02705060.2014.997816>.
- Jiménez-Montealegre, Ricardo, Marc Verdegem, Jorge E. Zamora, and Johan Verreth. 2002. "Organic Matter Sedimentation and Resuspension in Tilapia (*Oreochromis Niloticus*) Ponds during a Production Cycle." *Aquacultural Engineering* 26 (1): 1–12. [https://doi.org/10.1016/S0144-8609\(01\)00086-3](https://doi.org/10.1016/S0144-8609(01)00086-3).
- Johnson, Pieter TJ, Julian D Olden, and M Jake Vander Zanden. 2008. "Dam Invaders: Impoundments Facilitate Biological Invasions into Freshwaters." *Frontiers in Ecology and the Environment* 6 (7): 357–63. <https://doi.org/10.1890/070156>.
- Jones, Clive G., John H. Lawton, and Moshe Shachak. 1994. "Organisms as Ecosystem Engineers." *Oikos* 69 (3): 373. <https://doi.org/10.2307/3545850>.
- Kassambara, Alboukadel. 2020a. "Ggpubr: 'ggplot2' Based Publication Ready Plots." <https://cran.r-project.org/package=ggpubr>.
- . 2020b. "Rstatix: Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests." <https://cran.r-project.org/package=rstatix>.
- Kelman, J. 2015. "Water Supply to the Two Largest Brazilian Metropolitan Regions." *Aquatic Procedia* 5 (October): 13–21. <https://doi.org/10.1016/j.aqpro.2015.10.004>.
- Kerkhoff, Andrew J., and Brian J. Enquist. 2009. "Multiplicative by Nature: Why

- Logarithmic Transformation Is Necessary in Allometry.” *Journal of Theoretical Biology*. Academic Press Inc. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2008.12.026>.
- Klippel, Gabriel, Rafael L. Macêdo, and Christina W.C. Branco. 2020. “Comparison of Different Trophic State Indices Applied to Tropical Reservoirs.” *Lakes and Reservoirs: Research and Management* 25 (2): 214–29. <https://doi.org/10.1111/lre.12320>.
- Lauritsen, Diane D. 1986. “Filter-Feeding in *Corbicula fluminea* and Its Effect on Seston Removal.” *Journal of the North American Benthological Society* 5 (3): 165–72. <https://doi.org/10.2307/1467704>.
- Lauritsen, Diane D., and Samuel C. Mozley. 1989. “Nutrient Excretion by the Asiatic Clam *Corbicula fluminea*.” *Journal of the North American Benthological Society* 8 (2): 134–39. <https://doi.org/10.2307/1467631>.
- Leff, Laura G., Jarrett L. Burch, and J. Vaun McArthur. 1990. “Spatial Distribution, Seston Removal, and Potential Competitive Interactions of the Bivalves *Corbicula fluminea* and *Elliptio complanata*, in a Coastal Plain Stream.” *Freshwater Biology* 24 (2): 409–16. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1990.tb00720.x>.
- Logan, Murray. 2009. *Biostatistical Design and Analysis Using R: A Practical Guide*. *Biostatistical Design and Analysis Using R: A Practical Guide*. wiley. <https://doi.org/10.1002/9781444319620>.
- Lopes, Vanessa G., Christina W. Castelo Branco, Betina Kozlowsky-Suzuki, Izidro F. Sousa-Filho, Leonardo Coimbra e Souza, and Luis Mauricio Bini. 2018. “Environmental Distances Are More Important than Geographic Distances When Predicting Spatial Synchrony of Zooplankton Populations in a Tropical Reservoir.” *Freshwater Biology* 63 (12): 1592–1601. <https://doi.org/10.1111/fwb.13188>.
- Maceda-Veiga, Alberto, Andy J. Green, and Adolfo De Sostoa. 2014. “Scaled Body-Mass Index Shows How Habitat Quality Influences the Condition of Four Fish Taxa in North-Eastern Spain and Provides a Novel Indicator of Ecosystem Health.” *Freshwater Biology* 59 (6): 1145–60. <https://doi.org/10.1111/fwb.12336>.
- Macêdo, Rafael L, Vanessa G Lopes, Betina Kozlowskysuzuki, and Christina W C

- Branco. 2019. “Zooplankton Community Attributes in an Oligo-Mesotrophic Reservoir: A Comparative Study of Two Sampling Strategies.” *Anais Da Academia Brasileira de Ciencias* 91 (1): e20170807. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201820170807>.
- Mansur, Maria Cristina Dreher, Cintia Pinheiro dos Santos, Daniel Pereira, Isabel Cristina Padula Paz, Manuel Luiz Leite Zurita, Maria Teresa Raya Rodriguez, Marinei Vilar Nehrke, and Paulo Eduardo Aydos Bergonci. 2012. *Moluscos Límnicos Invasores No Brasil: Biologia, Prevenção e Controle*. Porto Alegre: Redes Editoras.
- Marescaux, Jonathan, Elodie Falisse, Julien Lorquet, Karine Van Doninck, Jean Nicolas Beisel, and Jean Pierre Descy. 2016. “Assessing Filtration Rates of Exotic Bivalves: Dependence on Algae Concentration and Seasonal Factors.” *Hydrobiologia* 777 (1): 67–78. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2764-0>.
- Marroni, Soledad, Carlos Iglesias, Néstor Mazzeo, Juan Clemente, Franco Teixeira de Mello, and Juan P. Pacheco. 2014. “Alternative Food Sources of Native and Non-Native Bivalves in a Subtropical Eutrophic Lake.” *Hydrobiologia* 735 (1): 263–76. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1714-3>.
- McCasker, Nicole, and Paul Humphries. 2021. “Hyriid Mussels (Unionoida) Enhance Benthic Organic Matter and Meiofauna Densities in a Temperate Australian River.” *Freshwater Biology*, no. May 2020: 1–13. <https://doi.org/10.1111/fwb.13688>.
- McDowell, W.G., W.H. McDowell, and J.E. Byers. 2017. “Mass Mortality of a Dominant Invasive Species in Response to an Extreme Climate Event: Implications for Ecosystem Function.” *Limnology and Oceanography* 62 (1): 177–88. <https://doi.org/10.1002/lno.10384>.
- McIntyre, Peter B., Alexander S. Flecker, Michael J. Vanni, James M. Hood, Brad W. Taylor, and Steven A. Thomas. 2008. “FISH DISTRIBUTIONS AND NUTRIENT CYCLING IN STREAMS: CAN FISH CREATE BIOGEOCHEMICAL HOTSPOTS.” *Ecology* 89 (8): 2335–46. <https://doi.org/10.1890/07-1552.1>.
- McMahon, Robert F. 2002. “Evolutionary and Physiological Adaptations of Aquatic Invasive Animals: R Selection versus Resistance.” *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59 (7): 1235–44. <https://doi.org/10.1139/f02-105>.

- Miyahira, Igor Christo, Jéssica Beck Carneiro, Isabela Cristina Brito Gonçalves, Luiz Eduardo Macedo de Lacerda, Jaqueline Lopes de Oliveira, Mariana Castro de Vasconcelos, and Sonia Barbosa dos Santos. 2017. “Freshwater Mollusks and Environmental Assessment of Guandu River, Rio de Janeiro, Brazil.” *Biota Neotropica* 17 (3). <https://doi.org/10.1590/1676-0611-bn-2017-0342>.
- Molisani, M. M., B. Kjerfve, A. P. Silva, and L. D. Lacerda. 2006. “Water Discharge and Sediment Load to Sepetiba Bay from an Anthropogenically-Altered Drainage Basin, SE Brazil.” *Journal of Hydrology* 331 (3–4): 425–33. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2006.05.038>.
- Moulton, Timothy P. 1999. “Biodiversity and Ecosystem Functioning in Conservation of Rivers and Streams.” *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 9 (6): 573–78. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-0755\(199911/12\)9:6<573::AID-AQC378>3.0.CO;2-4](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-0755(199911/12)9:6<573::AID-AQC378>3.0.CO;2-4).
- Moulton, Timothy P., Marcelo L. de Souza, Roberto M. L. Silveira, and Felipe A. M. Krsulović. 2004. “Effects of Ephemeropterans and Shrimps on Periphyton and Sediments in a Coastal Stream (Atlantic Forest, Rio de Janeiro, Brazil).” *Journal of the North American Benthological Society* 23 (4): 868–81. [https://doi.org/10.1899/0887-3593\(2004\)023<0868:EOEASO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1899/0887-3593(2004)023<0868:EOEASO>2.0.CO;2).
- Moulton, Timothy P., Marcelo L. Souza, Roberto M. L. Silveira, Felipe A. M. Krsulovic, M. P. Silveira, Juliana C. F. de Assis, and César N. Francischetti. 2010. “Patterns of Periphyton Are Determined by Cascading Trophic Relationships in Two Neotropical Streams.” *Marine and Freshwater Research* 61 (1): 57. <https://doi.org/10.1071/MF08326>.
- Neves, Raquel A.F., Clarissa Naveira, Igor Christo Miyahira, Samira G.M. Portugal, Natascha Krepsky, and Luciano N. Santos. 2020. “Are Invasive Species Always Negative to Aquatic Ecosystem Services? The Role of Dark False Mussel for Water Quality Improvement in a Multi-Impacted Urban Coastal Lagoon.” *Water Research* 184 (July): 116108. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2020.116108>.
- Oliveira-Cunha, Priscila, Krista A. Capps, Vinicius Neres-Lima, Christine Lourenço-Amorim, Flavia Tromboni, Timothy P. Moulton, and Eugenia Zandonà. 2018.

- “Effects of Incubation Conditions on Nutrient Mineralisation Rates in Fish and Shrimp.” *Freshwater Biology* 63 (9): 1107–17. <https://doi.org/10.1111/fwb.13120>.
- Ortmann, Christian, and Manfred K. Grieshaber. 2003. “Energy Metabolism and Valve Closure Behaviour in the Asian Clam *Corbicula fluminea*.” *Journal of Experimental Biology* 206 (22): 4167–78. <https://doi.org/10.1242/jeb.00656>.
- Peig, Jordi, and Andy J. Green. 2009. “New Perspectives for Estimating Body Condition from Mass/Length Data: The Scaled Mass Index as an Alternative Method.” *Oikos* 118 (12): 1883–91. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17643.x>.
- Peng, Kai, Boqiang Qin, Yongjiu Cai, Zhijun Gong, and Erik Jeppesen. 2020. “Water Column Nutrient Concentrations Are Related to Excretion by Benthic Invertebrates in Lake Taihu, China.” *Environmental Pollution* 261 (June): 114161. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.114161>.
- Pereira, Larissa Strictar, Angelo Antonio Agostinho, and Luiz Carlos Gomes. 2015. “Eating the Competitor: A Mechanism of Invasion.” *Hydrobiologia* 746 (1): 223–31. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2031-1>.
- Pereira, Larissa Strictar, Raquel de Almeida Ferrando Neves, Igor Christo Miyahira, Betina Kozlowsky-Suzuki, Christina Wyss Castelo Branco, Joel Campos de Paula, and Luciano Neves dos Santos. 2018. “Non-Native Species in Reservoirs: How Are We Doing in Brazil?” *Hydrobiologia* 817 (1): 71–84. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3446-2>.
- Pigneur, Lise Marie, Elodie Falisse, Kathleen Roland, Etienne Everbecq, Jean François Delière, Joseph S. Smits, Karine Van Doninck, and Jean Pierre Descy. 2014. “Impact of Invasive Asian Clams, *Corbicula* Spp., on a Large River Ecosystem.” *Freshwater Biology* 59 (3): 573–83. <https://doi.org/10.1111/fwb.12286>.
- Pimentel, David, Rodolfo Zuniga, and Doug Morrison. 2005. “Update on the Environmental and Economic Costs Associated with Alien-Invasive Species in the United States.” *Ecological Economics* 52 (3): 273–88. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLECON.2004.10.002>.
- Pouil, Simon, Amber Hills, and Teresa J. Mathews. 2021. “The Effects of Food Quantity,

- Light, and Temperature on Clearance Rates in Freshwater Bivalves (Cyrenidae and Unionidae).” *Hydrobiologia* 848 (3): 675–89. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04472-y>.
- R Core Team. 2020. “R: A Language and Environment for Statistical Computing.” Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>.
- Recknagel, Friedrich, Christina W. Castelo Branco, Hongqing Cao, Vera L.M. Huszar, and Izidro F. Sousa-Filho. 2015. “Modelling and Forecasting the Heterogeneous Distribution of Picocyanobacteria in the Tropical Lajes Reservoir (Brazil) by Evolutionary Computation.” *Hydrobiologia* 749 (1): 53–67. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2144-6>.
- Roberts, J., A. Chick, L. Oswald, and P. Thompson. 1995. “Effect of Carp, *Cyprinus carpio* L., an Exotic Benthivorous Fish, on Aquatic Plants and Water Quality in Experimental Ponds.” *Marine and Freshwater Research* 46 (8): 1171–80. <https://doi.org/10.1071/MF9951171>.
- Rocha, M.I.A., F. Recknagel, R.T. Minoti, V.L.M. Huszar, B. Kozłowsky-Suzuki, H. Cao, F.L.R.M. Starling, and C.W.C. Branco. 2019. “Assessing the Effect of Abiotic Variables and Zooplankton on Picocyanobacterial Dominance in Two Tropical Mesotrophic Reservoirs by Means of Evolutionary Computation.” *Water Research* 149 (February): 120–29. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2018.10.067>.
- Roditi, Hudson A., David L. Strayer, and Stuart E.G. Findlay. 1997. “Characteristics of Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*) Biodeposits in a Tidal Freshwater Estuary.” *Archiv Fur Hydrobiologie* 140 (2): 207–19. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/140/1997/207>.
- Rollwagen-Bollens, Gretchen, Benjamin A. Bolam, Stephen M. Bollens, Summer Henricksen, Carol Sandison, and Julie Zimmerman. 2021. “Temperature-Dependent Functional Response of the Invasive Asian Clam, *Corbicula fluminea*, Feeding on Natural Phytoplankton.” *Inland Waters*, no. May. <https://doi.org/10.1080/20442041.2020.1843933>.
- Rothhaupt, Karl O. 1990. “Changes of the Functional Responses of the Rotifers *Brachionus rubens* and *Brachionus calyciflorus* with Particle Sizes.” *Limnology and*

- Oceanography* 35 (1): 24–32. <https://doi.org/10.4319/lo.1990.35.1.0024>.
- Ruocco, A M C, J L Portinho, M G Nogueira, Antonio Celso, and Wagner Zanin. 2019. “Brazilian Journal of Biology Potential Impact of Small Hydroelectric Power Plants on River Biota: A Case Study on Macroinvertebrates Associated to Basaltic Knickzones.” *Braz. J. Biol* 79 (4): 722–34. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.191148>.
- Santos, Rogério C.Lima, Cláudia Tasso Callil, and Victor Lemes Landeiro. 2020. “Unraveling the Effects of Water–Sediment Conditions and Spatial Patterns on Unionida Assemblages in Seasonally Connected Floodplain Lakes.” *Hydrobiologia* 847 (13): 2909–22. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04290-2>.
- Santos, Sonia Barbosa dos, Silvana Carvalho Thiengo, Monica Ammon Fernandez, Igor Christo Miyahira, Isabela Cristina Brito Gonçalves, Renata de Freitas Ximenes, Maria Cristina Dreher Mansur, and Daniel Pereira. 2012. “Espécies de Moluscos Límnicos Invasores No Brasil.” In *Moluscos Límnicos Invasores No Brasil: Biologia, Prevenção e Controle*, 412. Porto Alegre: Redes Editoras.
- Shea, Katriona. 2002. “Community Ecology Theory as a Framework for Biological Invasions.” *Trends in Ecology & Evolution* 17 (4): 170–76. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02495-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02495-3).
- Silva-Junior, Eduardo F., and Timothy P. Moulton. 2011. “Ecosystem Functioning and Community Structure as Indicators for Assessing Environmental Impacts: Leaf Processing and Macroinvertebrates in Atlantic Forest Streams.” *International Review of Hydrobiology* 96 (6): 656–66. <https://doi.org/10.1002/iroh.201111374>.
- Silveira, Roberto de Moraes Lima, Leide Laura Almeida Ribeiro de Paiva, and Janielly Carvalho Camargo. 2010. “Top-down Control in a Tropical Shallow Lake of Northern Pantanal, Brazil.” *Acta Limnologica Brasiliensia* 22 (4): 455–65. <https://doi.org/10.4322/actalb.2011.009>.
- Simberloff, Daniel, Jean-Louis Martin, Piero Genovesi, Virginie Maris, David A. Wardle, James Aronson, Franck Courchamp, et al. 2013. “Impacts of Biological Invasions: What’s What and the Way Forward.” *Trends in Ecology & Evolution* 28 (1): 58–66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>.

- Sousa, R., C. Antunes, and L. Guilhermino. 2008. "Ecology of the Invasive Asian Clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in Aquatic Ecosystems: An Overview." *Annales de Limnologie* 44 (2): 85–94. <https://doi.org/10.1051/limn:2008017>.
- Sousa, Ronaldo, António J.A. Nogueira, Miguel B. Gaspar, Carlos Antunes, and Lúcia Guilhermino. 2008. "Growth and Extremely High Production of the Non-Indigenous Invasive Species *Corbicula fluminea* (Müller, 1774): Possible Implications for Ecosystem Functioning." *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 80 (2): 289–95. <https://doi.org/10.1016/J.ECSS.2008.08.006>.
- Sousa, Ronaldo, Adriana Novais, Raquel Costa, and David L. Strayer. 2014a. "Invasive Bivalves in Fresh Waters: Impacts from Individuals to Ecosystems and Possible Control Strategies." *Hydrobiologia*. Kluwer Academic Publishers. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1409-1>.
- . 2014b. "Invasive Bivalves in Fresh Waters: Impacts from Individuals to Ecosystems and Possible Control Strategies." *Hydrobiologia* 735 (1): 233–51. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1409-1>.
- Sturner, Robert W, James J Elser, and Peter Vitousek. 2002. "The Stoichiometry of Consumer-Driven Nutrient Recycling." In *Ecological Stoichiometry*, 231–61. The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. Princeton University Press. <http://www.jstor.org/stable/j.ctt1jktrp3.12>.
- Strayer, David L. 1999. "Effects of Alien Species on Freshwater Mollusks in North America." *Journal of the North American Benthological Society* 18 (1): 74–98. <https://doi.org/10.2307/1468010>.
- . 2010. "Alien Species in Fresh Waters: Ecological Effects, Interactions with Other Stressors, and Prospects for the Future." *Freshwater Biology* 55 (January): 152–74. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02380.x>.
- . 2014. "Understanding How Nutrient Cycles and Freshwater Mussels (Unionoida) Affect One Another." *Hydrobiologia* 735 (1): 277–92. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1461-5>.
- Strayer, David L., Nina F. Caraco, Jonathan J. Cole, Stuart Findlay, and Michael L. Pace.

2006. “Transformation of Freshwater Ecosystems by Bivalves.” *BioScience* 49 (1): 19. <https://doi.org/10.2307/1313490>.
- Strayer, David L., and David Dudgeon. 2010. “Freshwater Biodiversity Conservation: Recent Progress and Future Challenges.” *Journal of the North American Benthological Society* 29 (1): 344–58. <https://doi.org/10.1899/08-171.1>.
- Tang, Yuan, Masaaki Horikoshi, and Wenxuan Li. 2016. “Ggfortify: Unified Interface to Visualize Statistical Result of Popular R Packages.” *The R Journal* 8 (2). <https://journal.r-project.org/>.
- Tiegs, Scott D., David M. Costello, Mark W. Isken, Guy Woodward, Peter B. McIntyre, Mark O. Gessner, Eric Chauvet, et al. 2019. “Global Patterns and Drivers of Ecosystem Functioning in Rivers and Riparian Zones.” *Science Advances* 5 (1): eaav0486. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aav0486>.
- Turek, Kayla A., and Timothy J. Hoellein. 2015. “The Invasive Asian Clam (*Corbicula fluminea*) Increases Sediment Denitrification and Ammonium Flux in 2 Streams in the Midwestern USA.” *Freshwater Science* 34 (2): 472–84. <https://doi.org/10.1086/680400>.
- Vanni, Michael J., Alexander S. Flecker, James M. Hood, and Jenifer L. Headworth. 2002. “Stoichiometry of Nutrient Recycling by Vertebrates in a Tropical Stream: Linking Species Identity and Ecosystem Processes.” *Ecology Letters* 5 (2): 285–93. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00314.x>.
- Vanni, Michael J., and Peter B. McIntyre. 2016. “Predicting Nutrient Excretion of Aquatic Animals with Metabolic Ecology and Ecological Stoichiometry: A Global Synthesis.” *Ecology* 97 (12): 3460–71. <https://doi.org/10.1002/ecy.1582>.
- Vaughn, Caryn C., and Christine C. Hakenkamp. 2001. “The Functional Role of Burrowing Bivalves in Freshwater Ecosystems.” *Freshwater Biology* 46 (11): 1431–46. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00771.x>.
- Vaughn, Caryn C., and Timothy J. Hoellein. 2018. “Bivalve Impacts in Freshwater and Marine Ecosystems.” *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 49: 183–208. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110617>.

- Venables, W N, and B D Ripley. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth. New York: Springer. <http://www.stats.ox.ac.uk/pub/MASS4/>.
- Viergutz, Carsten, Catherine Linn, and Markus Weitere. 2012. “Intra- and Interannual Variability Surpasses Direct Temperature Effects on the Clearance Rates of the Invasive Clam *Corbicula fluminea*.” *Marine Biology* 159 (11): 2379–87. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-1902-0>.
- Vilà, Montserrat, Corina Basnou, Petr Pyšek, Melanie Josefsson, Piero Genovesi, Stephan Gollasch, Wolfgang Nentwig, et al. 2010. “How Well Do We Understand the Impacts of Alien Species on Ecosystem Services? A Pan-European, Cross-Taxa Assessment.” *Frontiers in Ecology and the Environment* 8 (3): 135–44. <https://doi.org/10.1890/080083>.
- Vilà, Montserrat, José L Espinar, Martin Hejda, Philip E Hulme, Vojtěch Jarošík, John L Maron, Jan Pergl, Urs Schaffner, Yan Sun, and Petr Pyšek. 2011. “Ecological Impacts of Invasive Alien Plants: A Meta-Analysis of Their Effects on Species, Communities and Ecosystems.” *Ecology Letters* 14 (7): 702–8. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>.
- Vohmann, Andreas, Jost Borchering, Armin Kureck, Abraham Bij de Vaate, Hartmut Arndt, and Markus Weitere. 2010. “Strong Body Mass Decrease of the Invasive Clam *Corbicula fluminea* during Summer.” *Biological Invasions* 12 (1): 53–64. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9429-0>.
- Ward, J. Evan, and Sandra E. Shumway. 2004. “Separating the Grain from the Chaff: Particle Selection in Suspension- and Deposit-Feeding Bivalves.” *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 300 (1–2): 83–130. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.03.002>.
- Warton, David I., Remko A. Duursma, Daniel S. Falster, and Sara Taskinen. 2012. “Smatr 3 - an R Package for Estimation and Inference about Allometric Lines.” *Methods in Ecology and Evolution* 3 (2): 257–59. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00153.x>.
- Way, C. M., D. J. Hornbach, C. A. Miller-Way, B. S. Payne, and A. C. Miller. 1990. “Dynamics of Filter Feeding in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae).”

Canadian Journal of Zoology 68 (1): 115–20. <https://doi.org/10.1139/z90-016>.

Welsh, David T. 2003. “It’s a Dirty Job but Someone Has to Do It: The Role of Marine Benthic Macrofauna in Organic Matter Turnover and Nutrient Recycling to the Water Column.” *Chemistry and Ecology* 19 (5): 321–42. <https://doi.org/10.1080/0275754031000155474>.

Welsh, David T., Daniele Nizzoli, Elisa A. Fano, and Pierluigi Viaroli. 2015. “Direct Contribution of Clams (*Ruditapes philippinarum*) to Benthic Fluxes, Nitrification, Denitrification and Nitrous Oxide Emission in a Farmed Sediment.” *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 154 (March): 84–93. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.12.021>.

Wickham, Hadley. 2016. *Ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>.

———. 2020. “Tidyr: Tidy Messy Data.” <https://cran.r-project.org/package=tidyr>.

Wickham, Hadley, Romain François, Lionel Henry, and Kirill Müller. 2020. “Dplyr: A Grammar of Data Manipulation.” <https://cran.r-project.org/package=dplyr>.

Xiao, Bai-cai, Er-chao Li, Zhen-yu Du, Run-lan Jiang, Li-qiao Chen, and Na Yu. 2014. “Effects of Temperature and Salinity on Metabolic Rate of the Asiatic Clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774).” *SpringerPlus* 3 (1): 455. <https://doi.org/10.1186/2193-1801-3-455>.

Xiao, Xiao, Ethan P. White, Mevin B. Hooten, and Susan L. Durham. 2011. “On the Use of Log-Transformation vs. Nonlinear Regression for Analyzing Biological Power Laws.” *Ecology* 92 (10): 1887–94. <https://doi.org/10.1890/11-0538.1>.

Yu, Jinlei, Hu He, Zhengwen Liu, Erik Jeppesen, Feizhou Chen, and Yongdong Zhang. 2019. “Carbon Transfer from Cyanobacteria to Pelagic and Benthic Consumers in a Subtropical Lake: Evidence from a ¹³C Labelling Experiment.” *Water* 11 (8): 1536. <https://doi.org/10.3390/w11081536>.

Zandonà, Eugenia, Maíra Moraes, Vinicius Neres-Lima, Christopher M. Dalton, Alexander S. Flecker, and Rosana Mazzoni. 2021. “Differences in Nutrient

Mineralisation between Native and Invasive Grazing Catfish during the Invasion Process.” *Austral Ecology* 46 (2): 290–302. <https://doi.org/10.1111/aec.12978>.

Zandonà, Eugenia, Priscila Oliveira-Cunha, Flavia Tromboni, Vinicius Neres-Lima, Máira Moraes, and Timothy P. Moulton. 2021. “Do Body Elemental Content and Diet Predict Excretion Rates of Fish and Shrimp?” *Fundamental and Applied Limnology* 194 (3): 271–83. <https://doi.org/10.1127/fal/2020/1329>.

Zhang, Lei, Xiaozhi Gu, Chengxin Fan, Jingge Shang, Qiushi Shen, Zhaode Wang, and Ji Shen. 2010. “Impact of Different Benthic Animals on Phosphorus Dynamics across the Sediment-Water Interface.” *Journal of Environmental Sciences* 22 (11): 1674–82. [https://doi.org/10.1016/S1001-0742\(09\)60305-3](https://doi.org/10.1016/S1001-0742(09)60305-3).

Zhang, Lei, Qianjiahua Liao, Wei He, Jingge Shang, and Chengxin Fan. 2013. “The Effects of Temperature on Oxygen Uptake and Nutrient Flux in Sediment Inhabited by Molluscs.” *Journal of Limnology* 72 (1): 2. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2013.e2>.

Zilli, Florencia, Julia del Barco, and Agustín Vanzetti. 2017. “Biometry of Neotropical Invertebrates Inhabiting Floodplain Rivers: Unraveling Bionomy.” *Iheringia. Série Zoologia* 107. <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2017014>.