

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

NATÁLIA CARNIATTO

**A macrófita aquática invasora *Hydrilla verticillata* como local de
forrageamento para peixes de pequeno porte**

Maringá
2013

NATÁLIA CARNIATTO

A macrófita aquática invasora *Hydrilla verticillata* como local de forrageamento para peixes de pequeno porte

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

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientadora: Dr.^a Rosemara Fugi

Maringá
2013

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

C289m Carniatto, Natália, 1987-
A macrófita aquática invasora *Hydrilla verticillata* como local de forrageamento para peixes de pequeno porte / Natália Carniatto. -- Maringá, 2013.
27 f. : il. (algumas color.).

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2013.
Orientador: Dr.^a Rosemara Fugj.

1. Plantas aquáticas invasoras submersas - Dieta de peixes - Paraná, Rio, Bacia. 2. Macrófitas aquáticas invasoras submersas - Forrageamento de peixes - Paraná, Rio, Bacia. 3. *Hydrilla verticillata* (Hydrocharataceae) "hydrilla". I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -581.6209816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

NATÁLIA CARNIATTO

A macrófita aquática invasora *Hydrilla verticillata* como local de forrageamento para peixes de pequeno porte

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

COMISSÃO JULGADORA

Dr.^a Rosemara Fugi
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.^a Dr.^a Geuza Cantanhêde da Silva
Universidade Estadual do Oeste do Paraná (UNIOESTE)

Prof.^a Dr.^a Norma Segatti Hahn
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 27 de maio de 2013.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. “Keshiyu Nakatani”, Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

AGRADECIMENTOS

Em especial a minha Mãe, minhas irmãs e meu noivo, sempre presentes na minha vida.

A Dr.^a Rosemara Fugi, pela orientação desde os primeiros passos na pesquisa científica, pelo incentivo, confiança e amizade.

Ao PEA (Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais), pelo suporte financeiro e de infraestrutura.

Ao Nupélia (Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura), pela infraestrutura e recursos oferecidos para a realização deste trabalho.

A CAPES, um órgão do Governo Brasileiro para aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, pelo financiamento parcial.

Ao Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq) pela bolsa de Mestrado.

Ao Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz e ao mestrando Eduardo R. da Cunha, pelo importante auxílio em todas as fases do trabalho.

Ao doutorando Rômulo Diego de Lima Behrend, pelo auxílio com a estatística.

A Camila F. de Souza e Juliana Carniato, pelo auxílio nas etapas práticas do trabalho.

Aos amigos do laboratório pela constante troca de conhecimentos.

A macrófita aquática invasora *Hydrilla verticillata* como local de forrageamento para peixes de pequeno porte

RESUMO

Ecossistemas aquáticos têm sido colonizados por espécies não-nativas em todo o mundo e essas introduções são consideradas ameaças aos ambientes naturais. *Hydrilla verticillata* é uma recente invasora da planície de inundação do alto rio Paraná e foi encontrada ocorrendo com a nativa *Egeria najas* em um canal secundário do rio. Nesta rara oportunidade, avaliamos a macrófita invasora (*H. verticillata*) como local de forrageamento para espécies de peixes de pequeno porte. Os peixes foram amostrados em bancos mono-específicos de *H. verticillata* e *E. najas*, utilizando armadilhas flutuantes de Plaxiglas (tipo minnow-trap). Os bancos da espécie de macrófita nativa, cuja forma de vida é semelhante a *H. verticillata*, foram utilizados como controle. Foram avaliadas a atividade alimentar e a composição e sobreposição da dieta. A atividade alimentar dos peixes, avaliada pelos valores de GRm, não diferiram significativamente entre *H. verticillata* e *E. najas*, mostrando que a espécie de macrófita invasora não afetou a eficiência de forrageamento dos peixes. Por outro lado, a PERMANOVA mostrou que a composição da dieta de cinco das seis espécies de peixes foi significativamente diferente entre os bancos de *H. verticillata* e *E. najas*, sugerindo que a macrófita invasora e a nativa podem fornecer diferentes tipos de recursos alimentares para o peixes. Os valores de sobreposição alimentar indicaram segregação entre as espécies de peixes para as duas macrófitas. Os resultados indicam que a eficiência de forrageamento dos peixes não foi afetada, mas a composição da dieta foi afetada pela macrófita invasora, provavelmente como resultado da diferença na disponibilidade de alimento fornecidos por ambas as macrófitas. Apesar das diferenças na composição da dieta, inferimos que *H. verticillata* fornece *habitat* de alimentação favorável para as espécies de peixes de pequeno porte, já que a atividade alimentar foi semelhante em ambas as macrófitas.

Palavras chave: Atividade alimentar. Variabilidade da dieta. Sobreposição da dieta. *Egeria najas*. Rio Paraná.

The invasive aquatic macrophyte *Hydrilla verticillata* as a foraging habitat for small fish species

ABSTRACT

Aquatic ecosystems have been colonized by many non-native species around the world and these issues are considered threats to several ecosystems. *Hydrilla verticillata* had recently invaded the upper Paraná River floodplain, and it was found co-occurring with the native *Egeria najas* in a secondary channel of the river. In this rare opportunity we assessed the invasive macrophyte (*H. verticillata*) as foraging habitat for small fish species. Fish were sampled in mono-specific patches of *H. verticillata* and of *E. najas*, using floating Plaxiglas traps (minnow traps type). The native species, whose life form is similar to *H. verticillata*, was used as control. We assessed the feeding activity and the composition and overlap diet. Fish feeding activity, assessed by mean stomach fullness, did not differ significantly between *H. verticillata* and *E. najas*, showing that invasive macrophyte species did not affect the foraging efficiency. On the other hand, the PERMANOVA showed that the diet composition of five out of six fish species was significantly different between the patches of *H. verticillata* and *E. najas*, suggesting that the invasive and native macrophyte can provide different types of food resources for the fishes. The diet overlap values indicated food segregation among the fish species for both macrophytes. The results indicate that the foraging efficiency was not affected, but the diet composition was affected by the invasive macrophyte, probably as a result of the difference in the food availability provided by both macrophytes. Despite differences in diet composition, we infer that *H. verticillata* provides favorable feeding habitat for small fish species, because the feeding activity was similar in both macrophytes.

Keywords: Feeding activity. Diet variability. Feeding overlap. *Egeria najas*. Paraná River.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas de publicação científica *Aquatic invasions*. Disponível em: <<http://www.aquaticinvasions.net/submissions.html>>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	9
2	MATERIAL E MÉTODOS	11
3	RESULTADOS	14
3.1	ATIVIDADE ALIMENTAR.....	14
3.2	DIETA	14
4	DISCUSSÃO	20
	REFERÊNCIAS	24

1 INTRODUÇÃO

A planície de inundação do alto rio Paraná vem sendo submetida a várias ações antrópicas, destacando-se o controle dos níveis hidrométricos e as alterações das características físicas e químicas da água, resultantes da construção de barragens a montante (Agostinho et al. 2004). Embora o pulso de inundação seja ainda o principal fator que determina a estrutura e o funcionamento das comunidades dessa planície, existem evidências de alterações dessas comunidades após a formação do reservatório de Porto Primavera em 1998 (Agostinho et al. 2004). A maior estabilidade dos níveis de água e os elevados valores de transparência do rio Paraná (Agostinho et al. 2004), como consequência da retenção do material em suspensão (Souza-Filho & Stevaux 2004), têm facilitado a colonização de *habitat* da planície por plantas aquáticas submersas, incluindo a espécie invasora *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle (Sousa 2011). Essa espécie é nativa da Ásia e Austrália, mas invadiu todos os continentes (Cook & Lüönd 1982), sendo registrada pela primeira vez na planície em 2005 (Sousa 2011), e tornou-se rapidamente abundante no canal principal do rio Paraná (Sousa et al. 2010). Embora esta macrófita não tenha ainda colonizado ambientes lênticos da planície pelo fato de ser uma invasora recente, é possível que haja a colonização desses locais com o tempo (Cunha et al. 2011).

Ecosistemas aquáticos têm sido colonizados por muitas espécies não-nativas em todo o mundo (Jenkins 2003) e estas introduções são consideradas ameaças aos ambientes naturais (Vitousek et al. 1997; Simberloff 2003; Agostinho et al. 2005), causando alterações nas comunidades e em processos do ecossistema (Cox 1999). Declínios de espécies nativas podem ocorrer simultaneamente e nos mesmos locais invadidos, sugerindo que invasões e extinções estão intimamente relacionadas (Gurevitch & Padilla 2004).

Egeria najas Planchon é a espécie de macrófita submersa nativa dominante na planície do alto rio Paraná (Sousa et al. 2010) e recentemente foi registrada a colonização simultânea desta espécie e da invasora *H. verticillata* em um canal lateral desse rio (Cunha et al. 2011). Considerando que a espécie invasora apresenta elevada capacidade para dispersar e regenerar, o que a torna excelente invasora (Cook & Lüönd 1982), e que apresenta arquitetura, estratégias ecológicas e forma de crescimento similares às de *E. najas*, interações competitivas podem ser intensas entre estas duas espécies de macrófitas (Sousa et al. 2010). Apesar da referida similaridade entre ambas, *H. verticillata* é, no entanto, uma competidora superior e pode exercer pressão significativa em *habitat* colonizados por espécies nativas

(Sousa 2011), como já observado em alguns ambientes do rio Paraná em que a referida espécie foi dominante, aparentemente eliminando *E. najas* (Sousa et al. 2010).

Assim, além do impacto sobre a diversidade de macrófitas nativas, os efeitos da introdução de *H. verticillata* podem ser complexos. Essa macrófita pode alterar a estrutura física do *habitat* levando a alterações na composição e densidade de outras assembleias aquáticas (Theel et al. 2008), comprometendo a disponibilidade de recursos alimentares para os peixes. Isso se deve ao fato da complexidade estrutural de macrófitas ter papel fundamental na estruturação das comunidades aquáticas (Dibble et al. 1996; Dibble & Pelicice 2010), criando microhabitats utilizados como local de alimentação para peixes (Casatti et al. 2003; Pelicice & Agostinho 2006; Cantanhêde 2010; Schultz & Dibble 2012), uma vez que apresentam elevada densidade de invertebrados (Takeda et al., 2003; Kornijow et al. 2005; Thomaz *et al.*, 2008). De acordo com Schultz & Dibble (2012) as interações entre macrófitas e peixes envolvem primariamente os macroinvertebrados associados a estas plantas, que servem de alimento para muitas espécies de peixes.

Estudos que relatam a influência de macrófitas invasoras sobre a fauna de invertebrados têm gerado resultados contraditórios. Colon-Gaud et al. (2004) e Stiers et al. (2011) mostraram efeito negativo de plantas invasoras sobre invertebrados, enquanto Strayer et al. (2003) e Hogsden et al. (2007) concluíram que a densidade de macroinvertebrados foi maior em uma espécie invasora. Estudos que compara a biota aquática associada especificamente à *H. verticillata* e à *E. najas* mostraram também diferentes resultados. Um estudo sobre a composição do epifíton que comparou ambas as espécies no alto rio Paraná evidenciou diferenças consistentes entre elas (Mormul et al. 2010a). Atributos da assembleia de ostrácodes também foram avaliados, sendo que a densidade, a riqueza e a diversidade foram similares, porém, a composição específica foi diferente entre as plantas (Mormul et al. 2010b). Para a assembleia de peixes Cunha et al. (2011) não observaram diferenças significativas na riqueza, diversidade, densidade, biomassa e composição de espécies, e sugeriram que não ocorreu impacto de *H. verticillata* sobre a comunidade de peixes.

Na planície de inundação do alto rio Paraná, macrófitas aquáticas nativas, incluindo *E. najas*, têm sustentado elevada diversidade e densidade de peixes de pequeno porte (Dibble & Pelicice 2010; Cunha et al. 2011) que utilizam estes *habitat* para alimentação e proteção. Dessa forma, alterações na heterogeneidade dos *habitat*, que podem resultar da invasão de *H. verticillata*, transformando assembleias de macrófitas compostas por várias espécies nativas em bancos monoespecíficos, podem comprometer a disponibilidade de recursos alimentares para as espécies de peixes.

Considerando a rápida colonização do rio Paraná pela referida espécie invasora (Thomaz et al. 2009; Sousa et al. 2010), a possibilidade de colonização dos ambientes lênticos da planície (Cunha et al. 2011), e o importante papel das macrófitas submersas nativas na manutenção da biota aquática, esta introdução pode ter efeitos negativos sobre as comunidades, afetando diretamente a disponibilidade de recursos alimentares para peixes de pequeno porte que utilizam macrófitas como local de alimentação. Assim, o objetivo geral deste trabalho é avaliar a macrófita invasora *H. verticillata* como local de alimentação para espécies de peixes de pequeno porte. Especificamente este trabalho pretende responder a seguinte questão: a espécie invasora afeta a atividade alimentar e/ou a composição da dieta de peixes a ela associados? Para responder esta questão, foram amostrados peixes em bancos monoespecíficos da macrófita invasora *H. verticillata* e em bancos monoespecíficos da nativa *E. najas* que apresentam forma de vida semelhante.

2 MATERIAL E MÉTODOS

As amostragens foram realizadas em um canal secundário (canal Cortado) do rio Paraná (22° 47' 30" S e 53° 24' 37" W) (Figura 1). Este canal se encontra no último trecho livre de barramentos do rio Paraná em território brasileiro, constituindo-se uma área chave para a conservação da biodiversidade. O canal estudado é raso (profundidade < 3 m), apresenta 2 km de comprimento e largura entre 30 e 90 metros, com vegetação ripária bem preservada. A zona litorânea é colonizada por macrófitas livre-flutuantes (*Eichhornia crassipes*), flutuantes (*Eichhornia azurea*), emergentes (*Polygonum* spp.) e submersas (*E. najas* e *H. verticillata*).

Bancos monoespecíficos das duas espécies de macrófitas submersas foram selecionados para amostragem: a invasora *H. verticillata* e a nativa *E. najas*, que serão referidas a partir daqui como hydrilla e egeria, respectivamente. Para medir os efeitos potenciais da espécie invasora, os bancos da espécie nativa foram considerados controle. As amostragens foram realizadas entre os dias 6 e 7 de agosto/2009 (período de águas baixas). Os valores médios da biomassa das macrófitas (variação de 84,4 g/m² a 138,0 g/m²) e os valores de temperatura e oxigênio dissolvido não diferiram significativamente entre os bancos de hydrilla e egeria, indicando que ambas as macrófitas apresentam *habitat* similares em relação a estas variáveis (Cunha et al. 2011). As duas espécies colonizaram regiões rasas (0,4 m - 1,3 m), porém, os bancos de egeria são localizados mais próximos à margem quando comparados aos de hydrilla (Cunha et al. 2011; Figura 2).

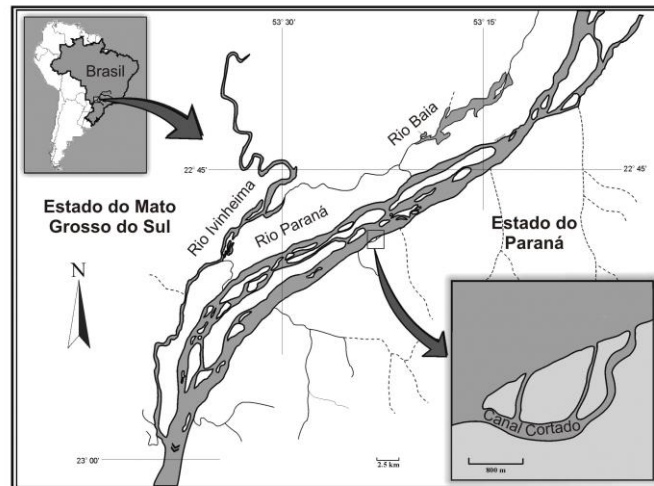


Figura 1. Mapa da área de estudo e localização do ponto de amostragem.

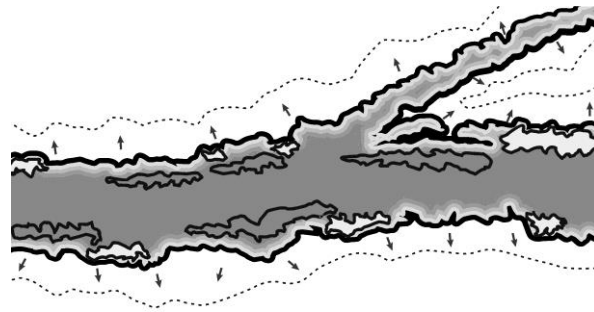


Figura 2. Localização dos bancos de *Hydrilla verticillata* (cinza) e de *Egeria najas* (branco) no canal Cortado, planície de inundação do rio Paraná. (Desenho de Eduardo Ribeiro Cunha)

Os peixes foram amostrados com armadilhas quadradas de acrílico transparente (tipo “minnow trap”- ver detalhes em Dibble & Pelicice 2010). Bancos monoespecíficos de macrófitas (três bancos de hydrilla e três de egeria) foram amostrados, sendo duas armadilhas colocadas dentro de cada banco (totalizando 12 armadilhas). As armadilhas foram colocadas simultaneamente às 11:00 horas e revistadas às 15:00, 19:00, 7:00 e 11:00 horas. Todos os peixes capturados foram anestesiados com benzocaína, fixados em formol, identificados (Graça & Pavanelli 2007), contados, e obtidos o comprimento padrão e o peso total. Foram capturados 1.548 peixes pertencentes a 16 espécies (Cunha et al. 2011), e seis espécies foram selecionadas para as análises (*Astyanax altiparanae* Garutti & Britski, 2000, *Moenkhausia bonita* Ellis, 1911, *Hyphessobrycon eques* (Steindachner, 1882), *Moenkhausia forestti* Benine, Mariguela & Oliveira, 2009, *Pamphorichthys* sp. e *Serrapinnus notomelas* (Eigenmann, 1915)) (foram analisadas as espécies cuja captura foi maior ou igual a cinco indivíduos em cada tipo de macrófita). As seis espécies totalizaram 1.509 indivíduos (97,5% do total

capturado) tiveram seus estômagos avaliados visualmente (com auxílio de uma lupa) quanto ao grau de repleção estomacal (GR) utilizando-se a seguinte escala numérica: 0 = estômago vazio; 1 = até 25% de enchimento; 2 = 25% a 75%; e 3 = > 75%. Estômagos com grau de enchimento 2 e 3 foram utilizados para análise da composição da dieta.

A atividade alimentar foi avaliada através do grau de repleção estomacal médio (GR_m) expresso pela seguinte equação: $GR_m = (N_0 \cdot 0) + (N_1 \cdot 1) + (N_2 \cdot 2) + (N_3 \cdot 3) / N$, onde: N₀, N₁, N₂ e N₃ correspondem ao número de indivíduos com grau de enchimento 0, 1, 2 e 3, respectivamente, e N é o número total de indivíduos analisados. Para verificar se a atividade alimentar das espécies varia entre a hydrilla e a egeria, diferenças no GR_m para cada espécie de peixe entre as duas macrófitas foram testadas através do teste não paramétrico Mann-Whitney, já que os dados não tiveram distribuição normal. A atividade alimentar não foi avaliada para *Pamphorichthys* sp. porque esta espécie não apresenta estômago definido, o que impossibilita a atribuição do grau de repleção estomacal.

As possíveis diferenças na dieta dos peixes foram avaliadas pela composição e variabilidade intraespecífica da dieta. Os conteúdos estomacais foram analisados sob microscópio estereoscópico e óptico. Os itens alimentares foram identificados e quantificados através do método volumétrico (Hyslop 1980), sendo o volume de cada item obtido através de placa milimetrada, na qual o volume é obtido em mm³ e posteriormente transformado em ml (Hellawel & Abel 1971).

Para testar se a dieta das espécies de peixes diferem entre as duas macrófitas foi usada uma análise de variância permutacional multivariada (PERMANOVA; Anderson 2005) sobre uma matriz de dados de itens alimentares por estômago analisado, com valores de volume transformados em log+1.

Para sintetizar os padrões de variabilidade intraespecífica na dieta das espécies de peixes entre a macrófita invasora (hydrilla) e a nativa (egeria) (utilizando-se dados de volume dos itens alimentares transformados em log+1) foi utilizada a análise de ordenação de coordenadas principais (PCoA) (Legendre & Legendre 1998). Esta ordenação permite a visualização espacial da variabilidade da dieta entre indivíduos da mesma espécie. Para testar diferenças na variabilidade da dieta de cada espécie de peixe (variações intra-específicas) entre as duas macrófitas foi usada uma análise de permutação de dispersões multivariadas (PERMDISP; Anderson 2004) com base na distância das amostras em relação à média do grupo (centróide) (Anderson 2006). Esta análise permite verificar se a dieta de uma espécie de peixe é mais homogênea (menor variação intra-específica) quando associada à macrófita invasora ou a nativa, e se as variabilidades das dietas de cada espécie de peixe diferem entre

hydrilla e egeria. A estatística F resultante dessa análise foi testada pelo método de Monte Carlo utilizando 999 randomizações. A Anova Permutacional (Anderson 2001) foi utilizada para verificar quais espécies diferiram em relação à dispersão de uma macrófita para a outra.

Para todas as análises multivariadas foi utilizada a dissimilaridade de Bray-Curtis como medida de distância com dados transformados obtidos com 9999 permutações aleatórias com unidades apropriadas.

Todas as análises estatísticas foram conduzidas no *R Programming Environment* usando o pacote Vegan (The R Project for Statistical Computing, <http://www.r-project.org/>).

A sobreposição da dieta entre as espécies foi calculada com o índice de Schoener: $S = 1 - 0,5 \left(\sum_{i=1}^n |P_{xi} - P_{yi}| \right)$, onde, P_{xi} e P_{yi} é a proporção (volume) do item alimentar i usado pelas espécies x e y , e n é o número total de itens alimentares. Valores de $S > 0,6$ são considerados biologicamente significativos (Zaret & Rand 1971).

3 RESULTADOS

3.1 ATIVIDADE ALIMENTAR

A atividade alimentar foi avaliada para cinco espécies, e para todas elas os valores de GRm foram elevados (superiores a 2,1) e não diferiram significativamente entre hydrilla e egeria (Tabela 1).

Tabela 1. Valores do grau de repleção estomacal médio (GRm) para as espécies de peixes associadas à *Hydrilla verticillata* (H) e à *Egeria najas* (E), e valores do teste de Mann-Whitney. Entre parênteses representa o número de estômagos analisados.

	GRm		Mann-Whitney	
	H	E	U	P
<i>Astianax altiparanae</i>	2,66 (12)	3,00 (6)	16	0,259
<i>Moenkhausia bonita</i>	2,56 (265)	2,32 (387)	5922	0,462
<i>Hyphessobrycon eques</i>	2,36 (15)	2,11 (56)	290	0,707
<i>Moenkhausia forestti</i>	2,83 (8)	3,00 (6)	17,5	0,429
<i>Serrapinnus notomelas</i>	2,41 (130)	2,36 (590)	3376	0,631

3.2 DIETA

A PERMANOVA mostrou que a dieta das espécies foi significativamente diferente entre os bancos de hydrilla e os de egeria, com exceção de *Pamphorichthys* sp. (Tabela 2). Na dieta de *Astianax altiparanae* em bancos de hydrilla destacaram-se, em ordem de importância,

Vegetal superior aquático (23,29%), Ephemeroptera (19,22%), Gastropoda (15,76%) e Diptera terrestre (10,1%), e Vegetal superior aquático (37,11%), Ephemeroptera (17,30%), Araneae (15,41%) e Diptera aquático (10,06%) na egeria (Tabela 3). Os principais itens que compuseram a dieta de *Moenkhausia bonita* foram Ephemeroptera (36,3% e 21,39%), Diptera aquático (28,96% e 36,44%) e Hymenoptera (11,62% e 16,06%) na hydrilla e egeria, respectivamente. Diferenças no consumo de Cladocera, Lepidoptera, Hemiptera e Diptera terrestre também foram observadas entre as macrófitas (Tabela 3).

Tabela 2. Resultados da análise de variância permutacional multivariada (PERMANOVA) aplicada aos dados de dieta das espécies de peixes associadas a bancos de *Hydrilla verticillata* e *Egeria najas*.

Espécies	PERMANOVA
<i>Astianax altiparanae</i>	$F_{11,4} = 2,45; P=0,01$
<i>Moenkhausia bonita</i>	$F_{93,145} = 3,05; P<0,01$
<i>Hyphessobrycon eques</i>	$F_{14,43} = 6,39; P<0,01$
<i>Moenkhausia forestti</i>	$F_{8,5} = 3,82; P<0,01$
<i>Pamphorichthys</i> sp	$F_{19,7} = 0,73; P=0,06$
<i>Serrapinnus notomelas</i>	$F_{61,115} = 10,77; P<0,01$

A dieta de *Hyphessobrycon eques* foi composta predominantemente por Ephemeroptera (60,07%) seguido por Acarina (15,98%) na hydrilla, enquanto na egeria a dieta foi mais diversificada tendo como itens mais consumidos Diptera aquático (42,45%) e Ephemeroptera (22,14%) (Tabela 3). Na hydrilla, *Moenkhausia forestti* apresentou uma dieta diversificada, sendo os itens mais importantes, consumidos em proporções semelhantes (Diptera aquático = 18,05%; Trichoptera = 17,67%; Diptera terrestre = 17,43%; Hymenoptera = 16,93%), enquanto na egeria Vegetal superior aquático (75,3%) foi o item dominante (Tabela 3).

Pamphorichthys sp. não apresentou diferença significativa na dieta entre hydrilla e egeria (Tabela 2), tendo consumido predominantemente detrito/sedimento em ambas as macrófitas (58,6% e 66,48%, respectivamente – Tabela 3). Algas foram também importantes na dieta desta espécie, particularmente Zignemaphyceae e Oedogoniophyceae, além de Diptera aquático na hydrilla (Tabela 3). A dieta de *Serrapinnus notomelas* foi composta basicamente de algas em ambas as macrófitas, sendo Cyanophyceae (54,32% na hydrilla; 43,71% na egeria) as mais consumidas. No entanto, alguns itens foram consumidos em proporções diferentes entre as macrófitas, como algas Oedogoniophyceae (2,29% na hydrilla;

A variabilidade da dieta entre os indivíduos de cada espécie de peixe em ambas as macrófitas, avaliada e testada através da PERMDISP, foi significativamente diferente para *A. altiparanae*, *M. forestti* e *H. eques* (para a última espécie, *P* foi igual a 0,05, considerado aqui significativo) (Tabela 4). Para *A. altiparanae*, a maior variabilidade na dieta foi registrada na hydrilla (i.e, maior distância do centróide - 0,56) quando comparada a egeria (0,27) (Tabela 4; Figura 3A). O mesmo padrão foi registrado para *M. forestti*, cuja variabilidade na dieta foi significativamente maior na hydrilla (0,54) do que na egeria (0,30) (Tabela 4 ; Figura 3D). Ao contrário, para *H. eques*, a maior variabilidade na dieta foi registrada na egeria (0,52) (Tabela 4; Figura 3C).

Para as demais espécies não houve diferença significativa na variabilidade da dieta entre a macrófita invasora e a nativa (Tabela 4; Figura 3B, E, F). De forma geral, foram encontrados valores intermediários para a distância média do centróide, variando de 0,44 para *S. notomelas* na egeria a 0,58 para *M. bonita* em ambas as macrófitas.

Tabela 4. Resultados da análise de permutação de dispersões multivariadas (PERMDISP) aplicada aos dados de dieta das espécies de peixes associadas a bancos de *Hydrilla verticillata* (H) e *Egeria najas* (E). Distância média do centróide, estatística *F* e valores de *P* gerados por 999 randomizações.

Espécies	H	E	F	<i>P</i>
<i>A. altiparanae</i>	0,56	0,27	11,03	<0,01
<i>M. bonita</i>	0,58	0,58	0,20	0,65
<i>H. eques</i>	0,42	0,52	3,77	0,05
<i>M. forestti</i>	0,54	0,30	0,20	0,04
<i>Pamphorichthys</i> sp.	0,52	0,51	0,02	0,87
<i>S. notomelas</i>	0,45	0,44	0,09	0,76

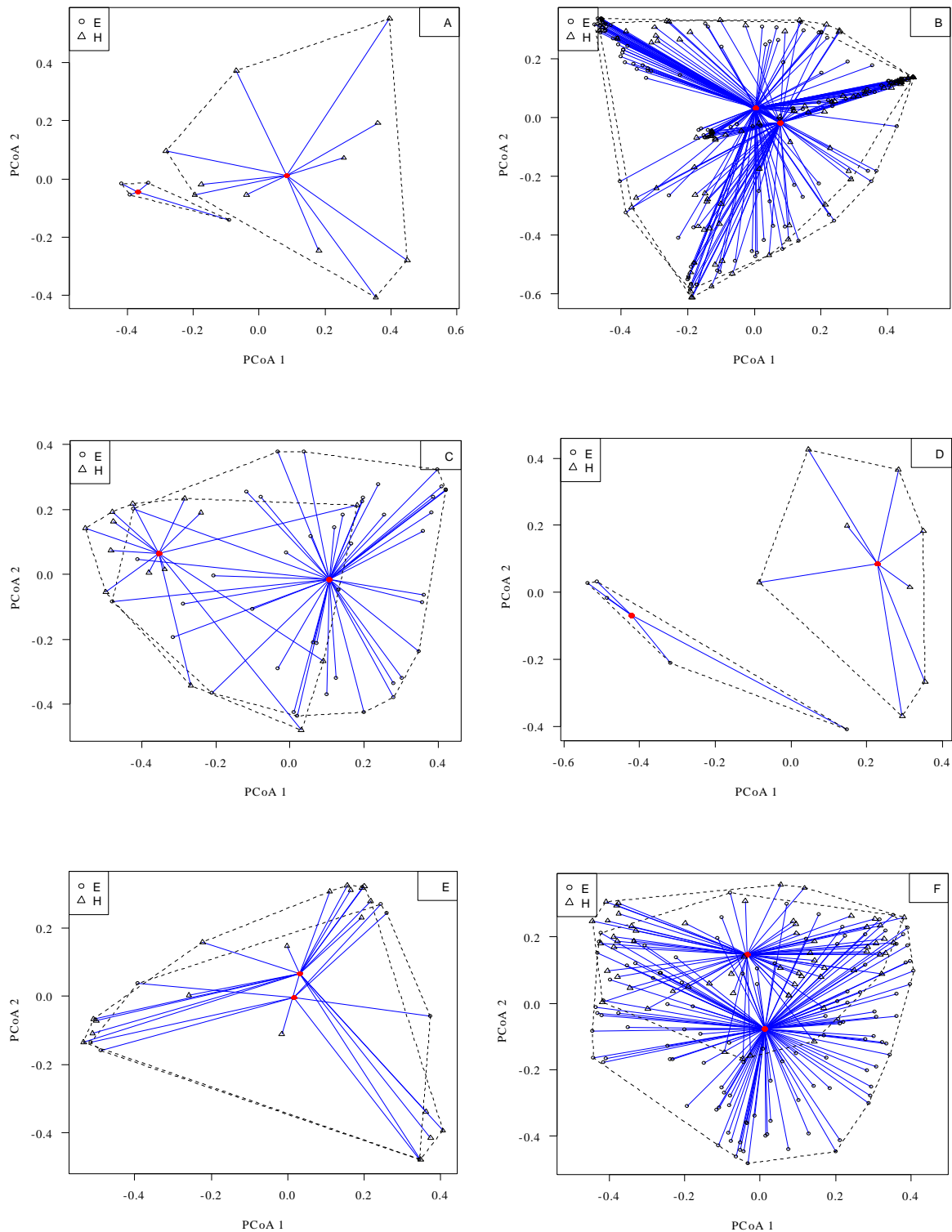


Figura 3. Ordenação dos dados da dieta dos indivíduos (usando os dois primeiros eixos da PCoA) de *A. altiparanae* (A) (explicação PCoA= 42%); *M. bonita* (B) (explicação PCoA= 33%); *H. eques* (C) (explicação PCoA= 37%); *M. forestti* (D) (explicação PCoA= 51%); *Pamphorichthys* sp. (E) (explicação PCoA= 57%); *S. notomelas* (F) (explicação PCoA= 34%) em bancos de *Hydrilla verticillata* (H) e *Egeria najas* (E).

A sobreposição da dieta foi verificada em 15 pares de espécies em cada macrófita, e, de forma geral, os valores foram baixos tanto para as espécies associadas à hydrilla quanto à egeria (Tabela 5). Na hydrilla, apenas dois pares de espécies tiveram valores de sobreposição maiores que 0,6 (*H. eques* x *M. bonita* e *A. altiparanae* x *M. foresti*), destacando-se *H. eques* x *M. bonita*, cuja sobreposição foi de 0,81, resultado do elevado consumo de Ephemeroptera e Diptera aquático (Tabela 4). Resultados muito semelhantes foram registrados para as espécies associadas à egeria, onde *H. eques* x *M. bonita* apresentaram sobreposição muito elevada (0,91), reflexo do grande consumo de Diptera aquático e Ephemeroptera por ambas as espécies; para *A. altiparanae* x *M. foresti* a sobreposição foi também elevada (0,84) e resultou do consumo em comum de Vegetal superior aquático (Tabela 4).

Tabela 5. Sobreposição da dieta entre espécies de peixes associadas à *Hydrilla verticillata* e à *Egeria najas*. AA = *Astyanax altiparanae*; MB = *Moenkhausia bonita*; HE = *Hyphessobrycon eques*; MF = *Moenkhausia foresti*; PA = *Pamphorichthys* sp.; SN = *Serrapinus notomelas*.

<i>H. verticillata</i>						
Espécies	AA	HE	MB	MF	PA	SN
AA	-	0,56	0,48	0,63	0,11	0,10
HE		-	0,81	0,16	0,07	0,05
MB			-	0,21	0,06	0,07
MF				-	0,15	0,04
PA					-	0,10
SN						-
<i>E. najas</i>						
Espécies	AA	HE	MB	MF	PA	SN
AA	-	0,27	0,25	0,84	0,07	0,13
HE		-	0,91	0,11	0,02	0,05
MB			-	0,04	0,02	0,06
MF				-	0,02	0,06
PA					-	0,06
SN						-

4 DISCUSSÃO

A atividade alimentar dos peixes analisados indicou que a espécie invasora não afetou a eficiência de forrageamento dos peixes. Estes resultados justificam a ideia de que a hydrilla forneceu quantitativamente recursos alimentares para sustentar os peixes de pequeno porte a ela associados. Uma das explicações do sucesso de forrageamento na espécie invasora é o fato dela possuir arquitetura e complexidade física similar à nativa egeria (Cook & Lüönd 1982) e ocupar o mesmo estrato na coluna de água (Cunha et al. 2011), o que provavelmente leva a ser percebida e colonizada por organismos de forma semelhante à nativa. Além disso, plantas com complexidades semelhantes apresentam quantidade de interstícios comparáveis (Thomaz et al. 2008), o que sugere que hydrilla e egeria apresentam espaços que podem ser ocupados de forma semelhante por vários organismos, resultando numa disponibilidade de recursos alimentares similar para os peixes. Mormul et al. (2010b) demonstraram que a densidade de ostrácodes não diferiu entre hydrilla e egeria, embora a composição da assembleia tenha sido diferente. Estes autores concluíram que a hydrilla pode fornecer *habitat* favorável para assembléias de ostrácodes nativos. De forma similar, um estudo realizado em macro-escala demonstrou que a abundância, a riqueza e a biomassa de invertebrados não diferiu entre bancos monoespecíficos de hydrilla e bancos multiespecíficos de plantas nativas (Theel et al. 2008). Assim, pode-se inferir que embora diferenças na composição de invertebrados possam ocorrer, em termos quantitativos a hydrilla parece fornecer um local de alimentação favorável para espécies de peixes a ela associadas.

De acordo com Sammons & Maceina (2006) mudanças na cobertura de macrófitas aquáticas submersas podem afetar o crescimento de peixes através de mudanças na eficiência de forrageamento e/ou na dieta. Estes autores concluíram que embora a dieta de *Micropterus salmoides* tenha variado entre bancos de hydrilla com diferentes biomassas, o aumento na taxa de crescimento deste peixe foi atribuído à maior eficiência de predação em bancos menos densos, enquanto a alteração na dieta foi considerada fator secundário.

Deve-se considerar, no entanto, que nossas amostragens foram realizadas em bancos de hydrilla e egeria com biomassas similares, o que pode ter permitido um comportamento alimentar similar dos peixes em ambas as plantas. Porém, a elevada capacidade de dispersão e regeneração (Cook & Lüönd 1982), a elevada taxa de crescimento (Bianchini Junior et al. 2010) e a alta plasticidade fenotípica de hydrilla (Schultz & Dibble 2012) permite a ela alcançar elevadas biomassas formando densos bancos monoespecíficos. Embora a densidade de macroinvertebrados tenda a aumentar linearmente com a densidade de macrófitas (Cyr &

Downing 1988), considerando a maior área para a colonização desses organismos (Thomaz et al. 2008), a interação entre peixes e invertebrados pode ser alterada (Dibble et al. 1996). Nestas condições, pode ocorrer uma limitação física diminuindo a capacidade dos peixes de se movimentarem dentro dos bancos (Harrel & Dibble 2001), impedindo-os de usarem o *habitat* oferecido pelas macrófitas como local de alimentação (Dibble et al. 1996), além de diminuir as chances de encontrar suas presas (Savino & Stein 1989; Harrel & Dibble 2001).

Decréscimo na eficiência de forrageamento em peixes, resultantes da invasão de macrófitas, tem sido atribuído principalmente ao excesso de complexidade estrutural (Valley & Bremigan 2002). Em densos bancos monoespecíficos de *Myriophyllum spicatum*, *Micropterus salmoides*, o “largemouth bass”, gastou muito mais tempo na procura da presa e fez poucos ataques comparado a bancos menos densos (Valley & Bremigan 2002). Sammons & Maceina (2006) observaram que o incremento na eficiência de predação de *M. salmoides* foi resultado do decréscimo na densidade de hydrilla (cobertura reduzida de 76% para 22%).

Ao contrário da atividade alimentar, a composição da dieta de cinco das seis espécies analisadas foi diferente quando forrageavam em hydrilla, que mostrou diferenças significativas na dieta das espécies entre hydrilla e egeria. Estas diferenças indicam que a macrófita invasora e a nativa fornecem diferentes tipos de recursos para os peixes. Diferenças na composição e número de táxons de invertebrados associados à macrófitas têm sido atribuídas à complexidade estrutural das plantas (Thomaz et al. 2008; Theel et al. 2008). No entanto, hydrilla e egeria apresentam arquitetura e complexidade similares, assim diferenças na composição de invertebrados que podem resultar em diferenças na composição da dieta dos peixes, devem ter ocorrido por outras razões. Características específicas das plantas aquáticas, tais como, textura da superfície foliar, taxa de crescimento, senescência foliar e liberação de alelopáticos podem afetar a abundância e composição de invertebrados associados (Taniguchi et al. 2003).

Pamphorichthys sp. foi a única espécie cuja dieta não diferiu entre as plantas. Esta espécie possui dieta restrita, consumindo basicamente detrito e sedimento, ocasionalmente acompanhados de algas, o que caracteriza seu hábito detritívoro. Este fato explica a falta de diferenças na dieta entre hydrilla e egeria, já que a detritivoria é considerada um dos hábitos alimentares mais especializados em peixes, e variações nesse tipo de dieta não são observadas (Gerking 1994).

O consumo de algas por *S. notomelas* tem sido registrado em vários ambientes (Casatti et al. 2003; Pelicice & Agostinho 2006; Hahn & Loureiro-Crippa 2006), e embora a dieta também seja restrita, considerando o consumo predominante de algas, houve diferença

significativa na dieta entre a planta invasora e a nativa. A principal diferença foi o maior consumo de algas Oedogoniophyceae na nativa egeria, o que permite inferir que hydrilla e egeria fornecem diferentes tipos de algas para os peixes. Mormul et al. (2010a) registraram diferenças no epifítion associado à hydrilla e à egeria, sendo que a composição e a dominância das algas diferiram consistentemente entre estas duas macrófitas, fato atribuído parcialmente a liberação de componentes orgânicos pelas macrófitas que inibem certas espécies de algas. Algas Cyanophyceae foram as mais consumidas por *S. notomelas* e em nosso estudo foram também as dominantes na hydrilla e egeria (Mormul et al. 2010a), porém estes autores mostraram que alguns grupos de Cyanophyceae foram dominantes na hydrilla e outros na egeria.

As diferenças observadas na dieta destas espécies entre as macrófitas podem ser resultantes da disponibilidade de diferentes insetos em cada macrófita. Ephemeroptera e Trichoptera foram mais importantes na dieta das espécies quando associadas à hydrilla. Por outro lado, Diptera aquático foi mais consumido pelas espécies associadas à egeria. Diferenças foram também observadas para os itens que tiveram menor participação na dieta, como Gastropoda e Coleoptera, encontrados apenas na dieta de espécies associadas à hydrilla e, Copepoda, Conchostraca, Hemiptera e Homoptera apenas das associadas à egeria. Estes resultados indicam que a hydrilla pode fornecer diferentes recursos alimentares tanto em termos de composição quanto em termos quantitativos, no entanto, isso não significa que a hydrilla tenha afetado negativamente a dieta das espécies já que insetos continuaram a ser as presas dominantes na dieta. Diferenças na composição de assembleias de ostrácodes foram encontradas entre hydrilla e egeria, sendo que algumas espécies foram exclusivas da hydrilla e outras da egeria. Isso sugere que, a despeito destas macrófitas terem arquiteturas similares, espécies de ostrácodes preferem uma ou outra macrófita, indicando a importância da identidade da planta (Mormul et al. 2010b).

Esperava-se que a maior heterogeneidade da dieta, ou seja, a maior diversidade fosse encontrada para as espécies de peixes associadas à egeria, considerando que a planta nativa tivesse maior diversidade de invertebrados. No entanto, a dieta de *A. altiparanae* e *M. forestti* foi mais diversificada na hydrilla, e para *H. eques* a maior diversidade ocorreu na egeria, sugerindo que a hydrilla não influenciou negativamente a diversidade da dieta dos peixes. Mormul et al. (2010b) mostraram que hydrilla pode potencialmente ter mais espécies de ostrácodes que egeria, indicando que esta espécie invasora não é necessariamente prejudicial para assembleias de ostrácodes.

Os valores da sobreposição da dieta indicaram que a macrófita invasora não influenciou a forma como as espécies partilham os recursos alimentares, sendo que para a maioria das espécies houve segregação da dieta em ambas as plantas. Este padrão provavelmente está associado ao período em que foram realizadas as coletas, ou seja, na seca, quando a escassez de recursos alimentares leva as espécies a segregarem a dieta, evitando a competição (Zaret & Rand 1971). Normalmente, o pulso de inundação é marcado por ciclos de abundância de recursos alimentares no período de águas altas e uma limitação no período seco (Prejs & Prejs 1987), levando a sobreposição mais elevada da dieta entre espécies de peixes em condições de maior disponibilidade de alimento (Zaret & Rand 1971).

Em resumo, nossos resultados indicam que a hydrilla não afetou a eficiência de forrageamento das espécies de peixes, porém a composição da dieta e a variabilidade intraespecífica foram afetadas, provavelmente resultado da diferença na disponibilidade de determinados invertebrados e algas, fornecidos por uma ou por outra planta. Neste caso, diferenças na composição da dieta não sugerem que a hydrilla tenha afetado negativamente a dieta das espécies já que algas (para *S. notomelas*) e insetos continuaram a ser as presas dominantes na dieta, e a forma como os recursos foram partilhados (dados de sobreposição) não diferiu entre as plantas. Assim, nós inferimos que em situações em que a invasora hydrilla apresenta biomassa similar à nativa egeria, ela pode fornecer habitat alimentar favorável para espécies de peixes de pequeno porte. Entretanto, esta espécie invasora, recentemente registrada na bacia do alto rio Paraná, tem se espalhado rapidamente infestando grandes áreas (Sousa et al. 2009; Thomaz et al. 2009) e atingido valores de biomassa mais elevados do que normalmente referido na literatura (Sousa 2011). Nestas condições, é possível que a atividade alimentar das espécies de peixes se altere, como consequência de um decréscimo na eficiência de forrageamento.

REFERÊNCIAS

- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32–46, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
- Anderson MJ (2004) PERMDISP: a FORTRAN computer program for permutational analysis of multivariate dispersions (for any two-factor ANOVA design) using permutation tests. Department of Statistics, University of Auckland, pp11
- Anderson MJ (2005) PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland, pp24
- Anderson MJ (2006) Distance based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62: 245-253, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x>
- Agostinho AA, Gomes LC, Thomaz SM, Hahn NS (2004) The upper Paraná River and its floodplain: main characteristics and perspectives for management and conservation. In: Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn NS (eds). The upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation. Leiden: Backhuys Publishers, pp 381- 393
- Agostinho AA, Thomaz SM, Gomes LC (2005) Conservation of the biodiversity of Brazil inland waters. *Conservation Biology* 19: 646-652
- Bianchini Junior I, Cunha-Santino MB, Milian JAM, Rodrigues CJ, Dias JHP (2010) Growth of *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle under controlled conditions. *Hydrobiologia* 644: 301-312, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-010-0191-1>
- Casatti L, Mendes HF, Ferreira KM (2003) Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana reservoir, Paranapanema River, Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 63: 213-222, <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842003000200006>
- Cantanhêde G (2010) Peixes de pequeno porte associados à macrófitas aquáticas em uma planície de inundação neotropical. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 67pp
- Cyr H, Downing JA (1988) Empirical relationships of phytomacrofaunal abundance to plant biomass and macrophyte bed characteristics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 976-984
- Colon-Gaud JC, Kelso WE, Rutherford DA (2004) Spatial distribution of macroinvertebrates inhabiting hydrilla and coontais beds in the Atchafalaya Basin, Louisiana. *Journal of Aquatic Plant Management* 42: 85-91
- Cook CDK, Lüönd R (1982) A revision of the genus *Hydrilla* (Hydrocharitaceae). *Aquatic Botany* 13: 485-504, [http:// dx.doi.org/10.1016/0304-3770\(82\)90074-2](http://dx.doi.org/10.1016/0304-3770(82)90074-2)
- Cox GW (1999) Alien Species in North America and Hawaii: Impacts on Natural Ecosystems. Washington: Island Press, 387pp
- Cunha ER, Thomaz SM, Evangelista HBA, Carniato J, Souza CF, Fugi R (2011) Small-sized fish assemblages do not differ between a native and a recently established non-indigenous

macrophyte in a Neotropical ecosystem. *Natureza & Conservação* 9: 61-66, <http://dx.doi.org/10.4322/natcon.2011.007>

Dibble ED, Killgore KJ, Harrel SL (1996) Assessment of fish plant interactions. *American Fisheries Society* 16: 357-372

Dibble ED, Pelicice FM (2010) Influence of aquatic plant-specific habitat on an assemblage of small Neotropical floodplain fishes. *Ecology of Freshwater Fish* 19: 381-389, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0633.2010.00420.x>

Gerking SD (1994) Feeding ecology of fish. Academic Press, Califórnia, United States, 416pp

Graça WJ, Pavanelli CS (2007) Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. Maringá: Eduem, 241 pp

Gurevitch J, Padilla DK (2004) Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends Ecology and Evolution* 19: 470-474, <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2004.07.005>

Hahn NS, Loureiro-Crippa V (2006) Estudo comparativo da dieta, hábitos alimentares e morfologia trófica de duas espécies simpátricas de peixes de pequeno porte, associados à macrófitas aquáticas. *Acta Scientiarum* 28: 359-363

Harrel SL, Dibble ED (2001) Foraging efficiency of juvenile bluegill, *Lepomis macrochirus*, among different vegetated habitats. *Environmental Biology of Fishes* 62: 441-453, <http://dx.doi.org/10.1023%2FA%3A1012259922727>

Hellawell JM, Abel RA (1971) A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. *Journal of Fish Biology* 3: 29-37, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.1971.tb05903.x>

Hogsden KL, Sager EPS, Hutchinson TC (2007) The impacts of the non-native macrophyte *Cabomba caroliniana* on littoral biota of Kaskabog Lake, Ontario. *Journal of Great Lakes Research* 33: 497-504, [http://dx.doi.org/10.3394/0380-1330\(2007\)33\[497:TIOTNM\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.3394/0380-1330(2007)33[497:TIOTNM]2.0.CO;2)

Hyslop EP (1980) Stomach contents analysis, a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17: 411-429

Jenkins M (2003) Prospects for Biodiversity. *Science* 302: 1175-1177, <http://dx.doi.org/10.1126/science.1088666>

Kornijow RK, Vakkilainen J, Horppila E, Luokkanen T, Kairesalo (2005) Impacts of a submerged plant (*Elodea canadensis*) on interactions between roach (*Rutilus rutilus*) and its invertebrate prey communities in a lake littoral zone. *Freshwater Biology* 50: 262-276

Legendre P, Legendre L (1998) Numerical ecology. Amsterdam: Elsevier Science, 853pp

Mormul RP, Thomaz SM, Silveira MJ, Rodrigues L (2010a) Epiphyton or macrophyte: Which primary producer attracts the snail *Hebetancylus moricandi*? *American Malacological Bulletin* 28: 127-133, <http://dx.doi.org/10.4003/006.028.0205>

- Mormul RP, Thomaz SM, Higuiri J, Martens K (2010b) Ostracod (Crustacea) colonization of a native and a non-native macrophyte species of Hydrocharitaceae in the Upper Paraná floodplain (Brazil): an experimental evaluation. *Hydrobiologia* 644:185-193, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-010-0112-3>
- Pelicice FM, Agostinho AA (2006) Feeding ecology of fishes associated with *Egeria* spp. patches in a tropical reservoir, Brazil. *Ecology of Freshwater Fish* 15: 10-19, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0633.2005.00121.x>
- Prejs A, Prejs K (1987) Feeding of tropical freshwater fishes: seasonality in resource availability and resource use. *Oecologia* 71: 397-404, <http://dx.doi.org/10.1007/BF00378713>
- Savino JF, Stein RA (1989) Behavioural interactions between fish predators and their prey: effects of plant density. *Animal Behavior* 37: 311-321, [http://dx.doi.org/10.1016/0003-3472\(89\)90120-6](http://dx.doi.org/10.1016/0003-3472(89)90120-6)
- Sammons SM, Maceina MJ (2006) Changes in diet and food consumption of largemouth bass following large-scale hydrilla reduction in Lake Seminole, Georgia. *Hydrobiologia* 560: 109-120, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-005-1163-8>
- Schultz R, Dibble E (2012) Effects of invasive macrophytes on freshwater fish and macroinvertebrate communities: the role of invasive plant traits. *Hydrobiologia* 684: 1-14, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-011-0978-8>
- Simberloff D (2003) Confronting introduced species: a form of xenophobia? *Biological Invasion* 5: 179-192
- Souza-Filho EE, Stevaux JC (2004) Geology and geomorphology of the Baía-Curutuba-Ivinhema River Complex. In: Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn NS (eds). The upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation. Leiden: Backhuys Publishers, pp 1-29
- Sousa WTZ, Thomaz SM, Murphy KJ, Silveira MJ, Mormul RP (2009) Environmental predictors of the occurrence of exotic *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle and native *Egeria najas* Planch. in a sub-tropical river floodplain: the Upper River Paraná, Brazil. *Hydrobiologia* 632: 65-78, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-009-9828-3>
- Sousa WTZ, Thomaz SM, Murphy KJ (2010) Response of native *Egeria najas* Planch. and invasive *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle to altered hydroecological regime in a subtropical river. *Aquatic Botany* 92: 40-48, <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquabot.2009.10.002>
- Sousa WTZ (2011) *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae), a recent invader threatening Brazil's freshwater environments: a review of the extent of the problem. *Hydrobiologia* 669: 1-20, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-011-0696-2>
- Stiers I, Crohain N, Josens G, Triest L (2011) Impact of three aquatic invasive species on native plants and macroinvertebrates in temperate ponds. *Biological Invasions* 13: 2715-2726, <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-011-9942-9>
- Strayer DL, Lutz C, Malcom HM, Munger K, Shaw WH (2003) Invertebrate communities associated with a native (*Vallisneria americana*) and an alien (*Trapa natans*) macrophyte in a

large river. *Freshwater Biology* 48: 1938-1949, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01142.x>

Takeda AM, Souza-Franco GM, Melo SM, Monkolski A (2003) Invertebrados associados às macrófitas aquáticas da planície de inundação do Alto Rio Paraná (Brasil). In: Thomaz SM, Bini LM (Eds). *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: EDUEM, pp 243-260

Taniguchi H, Nakano S, Tokeshi M (2003) Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology* 48: 718-728, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01047.x>

Theel HJ, Dibble ED, Madsen JD (2008) Differential influence of a monotypic and diverse native aquatic plant bed on a macroinvertebrate assemblage; an experimental implication of exotic plant induced habitat. *Hydrobiologia* 600: 77-87, <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-007-9177-z>

Thomaz SM, Dibble ED, Evangelista LR, Higuti J, Bini LM (2008) Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology* 53: 358-367, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01898.x>

Thomaz SM, Carvalho P, Mormul RP, Ferreira FA, Silveira MJ, Michelan TS (2009) Temporal trends and effects of diversity on occurrence of exotic macrophytes in a large reservoir. *Acta Oecologica* 35: 614-620, <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2009.05.008>

Valley RD, Bremigan MT (2002) Effects of macrophyte bed architecture on largemouth bass foraging: Implications of exotic macrophyte invasions. *Transactions of the American Fisheries Society* 131: 234-244, [http://dx.doi.org/10.1577/1548-8659\(2002\)131](http://dx.doi.org/10.1577/1548-8659(2002)131)

Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Westbrooks R (1997) Biological invasions as global environmental change. *American Science* 84: 468-478

Zaret NT, Rand AS (1971) Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology* 52: 336-342, <http://dx.doi.org/10.2307/1934593>