

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

LÍVIA HELENA TONELLA

**Estratégia alimentar e colonização de peixes: efeitos de longo prazo no
sucesso de invasões**

Maringá
2017

LÍVIA HELENA TONELLA

Estratégia alimentar e colonização de peixes: efeitos de longo prazo no sucesso de invasões

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

Orientador: Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho

Coorientadora: Dr.^a Rosemara Fugi

Maringá
2017

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

T664e Tonella, Livia Helena, 1988-
Estratégia alimentar e colonização de peixes : efeitos de longo prazo no sucesso de invasões / Livia Helena Tonella. -- Maringá, 2017.
29 f. : il.

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2017.
Orientador: Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho.
Coorientadora: Dr.^a Rosemara Fugi.

1. Invasões biológicas - Ecologia - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Peixes de água doce - Plasticidade fenotípica - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 3. Espécies invasoras - Ecologia - Planície de inundação - Alto rio Paraná. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -577.641809816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

LÍVIA HELENA TONELLA

Estratégia alimentar e colonização de peixes: efeitos de longo prazo no sucesso de invasões

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

Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof. Dr. Mário Luis Orsi
Universidade Estadual de Londrina (UEL)

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

Aprovado em: 27 de março de 2017.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. “Keshiyu Nakatani”, Nupélia, Bloco G90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

Dedico esta dissertação, com muito amor, a minha mãe, Celene Tonella, por todo incentivo, cuidado e paciência dispensados.

AGRADECIMENTOS

Agradecer é admitir que você precisa de alguém. Agradecer é reconhecer que jamais poderemos lograr para si o poder de ser autossuficiente. Agradeço em especial:

Ao Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho, pela orientação e contribuição profissional, e principalmente pelo voto de confiança durante esses 10 anos de convivência. O senhor é um exemplo de generosidade, ética e paciência. Minha eterna gratidão!

À Dr.^a Rosemara Fugi, pela confiança depositada ao me aceitar como coorientada, e principalmente, pela prontidão em sempre me atender. Agradeço todas as conversas quase que diárias. Muito Obrigada!

Aos Doutores Luiz Carlos Gomes e Harumi Irene Suzuki, porem serem sempre solícitos;

Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais pela oportunidade de relacionamento com profissionais tão capacitados;

Ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura, por toda a infraestrutura, em especial a todos os funcionários, por todo o incentivo nessa caminhada. Em especial a Rosimeire Ribeiro, Cíntia Carnelós, Salete e Norma S. Hahn por todos os abraços.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoa de Nível Superior (CNPq/CAPES), pela concessão de bolsa durante o período de vigência do Mestrado;

Ao Programa de Longa Duração (PELD) pelo apoio técnico e financeiro ao desenvolvimento desse e de outros trabalhos;

À Aldenir e Jocemara, pelas constantes conversas;

À todos os pescadores: Dirço, Tato, Tuti, Valdecir, Chiquinho e Gazo, por todas as risadas e ajuda em campo;

Aos colegas de turma PEA 2015, em especial: Eliezer e Joyce, por terem feito parte dessa árdua jornada;

À nova amiga de PEA: Tatiane Mantovano, por ser exemplo de bondade;

Aos laboratórios de: Alimentação de Peixe, Fitoplâncton, Zooplâncton, Zoobêntos e Ostracoda, pelo auxílio nas etapas práticas dessa dissertação. Em especial à Natália Carniatto por todo ensinamento, e Rosa Maria Dias, pela ajuda na elaboração do projeto;

Aos melhores amigos, Gabriela, Isadora, Luciana, Fran, Tassia, Camila, Vanessa, Boi, Rafa, amigos e professores do Direito, pelas palavras de incentivo e coragem. Quem tem amigos como vocês, tem a certeza da felicidade;

Agradeço a toda minha família: Vó (Lena), Vera, Cibele, Renato, Clarice, Max, Josis e Shakira, por acreditarem na minha capacidade e por serem sempre a minha mão protetora;

Ao meu namorado, Oscar, por estar ao meu lado nas horas em que chorei e nas horas em que sorri. Sua ajuda e apoio para mim tem valor inestimável;

À pessoa que mais amo, Celene Tonella (mãe), meu maior exemplo! Você me conduziu para o melhor caminho, doou a sua vida, muitas vezes abdicou os seus sonhos, para que, eu pudesse realizar os meus. Tudo não teria sido possível sem o seu grande amor, força e constante cuidado. Dedicou-lhe essa vitória! Te amo;

Por fim, aos membros da banca examinadora, por aceitar o convite para a contribuição desse trabalho.

“Depois de escalar uma montanha
muito alta, descobrimos que há
outras montanhas por escalar”
(Nelson Mandela)

Estratégia alimentar e colonização de peixes: efeitos de longo prazo no sucesso de invasões

RESUMO

Os represamentos alteram a estrutura dos sistemas hídricos, aumentando a ocorrência de ambientes lânticos, o que favorece espécies com adaptações para este tipo de biótopos. As mudanças na estrutura taxonômica das comunidades influenciadas por represamentos são incrementadas pela supressão de barreiras geográficas e consequente introdução de espécies exóticas, ampliando suas distribuições geográficas. O consequente processo de invasão está relacionado a características da história de vida das espécies, em especial a plasticidade fenotípica, característica conspícua das espécies invasoras. Os hábitos alimentares das espécies influenciam seu sucesso como invasores biológicos. Para isso, foram testadas as seguintes predições: (i) espécies com hábito onívoro e/ou piscívoro na área nativa, são favorecidas no processo de invasão à longo prazo; (ii) espécies com especialização alimentar somente são favorecidas no processo de invasão se consumirem recursos de níveis tróficos baixos, como as detritívoras. Buscou-se avaliar as estratégias alimentares de nove espécies de peixes na área invadida (planície do alto rio Paraná) em relação à distribuição geográfica original (bacia do rio Cuiabá). Os resultados confirmam as predições de que as espécies mais bem sucedidas no processo de invasão são as com elevada plasticidade trófica (omnívoras), que apresentam consumo de elevada variabilidade de itens dentro de guildas tróficas específicas (piscivoria), ou especialização por itens de menor valor energético (detritívoras). A elevada disponibilidade de recursos alimentares utilizados por estas espécies, que raramente são limitantes nos ecossistemas aquáticos, deve ser um dos fatores determinantes para o sucesso das mesmas na colonização dos ambientes invadidos. A compreensão dos fatores que determinam o sucesso das espécies invasoras na colonização dos ambientes é fundamental na determinação de medidas que minimizem os impactos causados por invasões biológicas.

Palavras-chave Invasão biológica. Plasticidade fenotípica. Colonização. Neotropical.

Food strategy and colonization of fish: long-term effects on success of invasions

ABSTRACT

Dams alter the physical structure of water systems, increasing the occurrence of lentic environments, which favors species with adaptations for this type of biotopes. Changes in the taxonomic structure of communities determined by impoundments are increased by the suppression of geographical barriers and consequent introduction of exotic species, widening their geographical distributions. The consequent process of invasion is related to traits of the life history of the species, especially phenotypic plasticity, conspicuous characteristic of invasive species. The hypothesis of this work is that the feeding habits of the species influence its success as biological invaders. For that, we tested the following predictions: (i) The species with the greatest amplitudes of food items consumed in their original geographic distributions are favored in the long term of a invasion process; (ii) species with feeding specialization are only favored in the invasion process if they consume resources of low trophic levels, such as organic debris. For that it was evaluated the feeding strategies of nine fish species within an invaded area (upper Paraná River floodplain) in relation to their original geographic distribution (Cuiabá River basin). The results confirm the predictions that the most successful species in the invasion process are those with high trophic plasticity (omnivores), as well as the ones that present high variability of items within specific trophic guilds (piscivores), or specialization for items of lower energetic value (organic debris). The high availability of food resources used by these species, which are rarely limited in aquatic ecosystems, should be a determining factor for their success in colonizing invaded environments. Understanding the factors that determine the success of invasive species in the colonization of environments is fundamental for determining effective practices that minimize the impacts caused by biological invasions.

Keywords: Biological invasion. Phenotypic plasticity. Colonization. Neotropical.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Biological Invasions*. Disponível em: www.link.springer.com/journal

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	12
2 MATERIAIS E MÉTODOS	14
2.1 ÁREA DE ESTUDO	14
2.2 AMOSTRAGEM.....	14
2.3 ANÁLISE DA ABUNDÂNCIA	17
2.4 ANÁLISE DA DIETA	17
3 RESULTADOS	18
3.1 ABUNDÂNCIA	18
3.2 ANÁLISE DA DIETA	20
4 DISCUSSÃO	24
REFERÊNCIAS	29

1 INTRODUÇÃO

O crescimento populacional e as massivas migrações humanas nos últimos dois séculos foram determinantes para a transferência de espécies de plantas e animais em todo o globo (Levine et al. 2003; Simberloff 2009; Vitule et al. 2009; Wilson et al. 2009). A introdução de espécies de peixes veiculadas por humanos é uma prática antiga, havendo registros de ocorrências já na idade média, tendo, de fato, se intensificado a partir da segunda metade do século passado (Welcomme, 1988). Dos peixes introduzidos em todo o mundo, cerca de 80% são de água doce, e têm como principais causas a aquicultura (53%), a pesca recreativa (30%), aquariorfilia (10%) e outros fatores (7%), estando aqui inseridos os represamentos (Ortega 2015).

No Brasil, os represamentos, além dos impactos inerentes ao controle da vazão e alterações dos *habitats*, têm sido também responsabilizados por introduções massivas de espécies de peixes, tanto por atuar como locais de proliferação e disseminação de espécies não nativas como por eliminar eventuais barreiras geográficas naturais e conectar províncias ictiofaunísticas distintas (Júlio-Júnior et al. 2009). Essa disseminação de espécies não nativas promove o fenômeno chamado de “homogeneização biótica” (Rahel 2000; Olden et al. 2004; Vitule et al. 2011) considerado um dos maiores problemas para a conservação da biodiversidade de peixes neotropicais, particularmente de água doce (Rodriguez 2001).

A introdução de espécies é considerada uma das maiores ameaças à biodiversidade do planeta, causando sérios prejuízos aos ecossistemas e a economia, e, a segunda maior causa de extinção de espécies, superada apenas pela degradação de *habitat*, principalmente em ambientes de água doce (Wilson 1992; Brown 2000; Carpenter et al. 2007; Rahel 2007; Johnson et al. 2008). Sendo os ambientes aquáticos continentais considerados os ecossistemas mais ameaçados do planeta pelas invasões de espécies (Gozlan 2009; Olden et al. 2010; Winemiller et al. 2016).

Cabe salientar que o sucesso de uma determinada espécie durante o processo de invasão está atrelada, principalmente, a quantidade e variabilidade genética dos propágulos introduzidos no novo ambiente (Simberloff 2009; Drolet e Locke 2016). Estando envolvida no processo de invasão várias características da história de vida da espécie invasora, destacando-se a habilidade de locomoção, capacidade para tolerar variações ambientais, flexibilidade alimentar e reprodutiva e crescimento rápido, que estão ligadas à dispersão e ao estabelecimento em novas áreas (Lodge 1993; Moyle e Light 1996a; Bohn et al. 2004; Agostinho et al. 2015). Tanto a flexibilidade nas estratégias de vida como as pré-adaptações diferem entre as espécies (Agostinho et al. 2007) fazendo com que algumas espécies apresentem maior potencial de invasão que outras (Simberloff e Rejmánek 2011).

Assim, considerando o aspecto trófico, a espécie invasora pode encontrar no novo ambiente os recursos alimentares que explora no seu ambiente original, ou pode alterar sua dieta consumindo os recursos disponíveis no novo ambiente, nesse caso apresentando plasticidade trófica (Araujo-lima et al. 1995). Embora seja sabido que o hábito alimentar de uma dada espécie invasora possa influenciar o processo de invasão, sendo importante tanto no estabelecimento como no estágio de invasão (Agostinho et al. 2015), ainda não existe um consenso de qual estratégia alimentar favoreceria esse processo, entre os peixes. Peixes com hábitos piscívoro e onívoro são considerados como potencialmente os de maior sucesso na invasão, fato geralmente associado à elevada disponibilidade de alimento para essas dietas durante a fase de estabelecimento

da invasão (Moyle e Light 1996b; Ruesink 2005). A habilidade de peixes em consumir recursos de baixos níveis tróficos, como detrito, também tem sido considerada uma característica que favorece a invasão (Koehn 2004; Gido e Franssen 2007; Agostinho et al. 2015). Como este recurso não é limitado em ecossistemas aquáticos, caso a espécie seja capaz de sustentar o crescimento e a reprodução com uma dieta baseada em itens de menor qualidade nutricional, ela teria maiores chances de se tornar integrada no novo ambiente (Gido e Franssen 2007).

O alto rio Paraná foi cenário de introduções massivas de peixes com a eliminação da barreira natural Saltos de Sete Quedas, cobertos após o enchimento do reservatório de Itaipu, ocorrido em 1982 (Júlio-Júnior et al. 2009). Nessa ocasião, pelo menos 33 espécies características do restante da bacia a jusante dos Saltos de Sete Quedas (médio Paraná e Paraguai) chegaram ao alto Rio Paraná (Júlio-Júnior et al. 2009). Após esse período, pelo menos 17 delas permaneceram restritas ao trecho a jusante da barragem de Itaipu (Agostinho et al. 2015), porém com a operação de um canal de passagem para peixes (chamado Canal de Piracema, operado a partir de 2002) outras espécies dispersaram para o trecho superior da bacia (Makrakis et al. 2007; Júlio-Júnior et al. 2009; Vitule et al. 2012).

A proposta deste estudo foi avaliar as estratégias alimentares de nove espécies de peixes na área invadida (planície do alto rio Paraná) e naquela original (bacia do rio Cuiabá), identificando variáveis de ecologia trófica que possam ajudar a explicar o sucesso dessas espécies, a longo prazo, no novo ambiente. Dessas espécies, o sucesso de colonização de longo prazo, foram aquelas que apresentaram correlação positiva entre suas abundâncias e o tempo decorrido desde o primeiro registro (valores positivos de β na regressão linear simples). As duas áreas (doadora e receptora) são geograficamente próximas, apresentam *habitats* e condições físicas e químicas similares (Agostinho et al. 2015), indicando que estas variáveis ambientais não são fatores de resistência para a invasão destas espécies. Dessa maneira, nossa hipótese é que o hábito alimentar das espécies influencia o sucesso de invasão da nova área. Foram testadas as seguintes predições: (i) espécies com hábito onívoro e/ou piscívoro na área nativa, são favorecidas no processo de invasão a longo prazo; (ii) espécies com especialização alimentar só são favorecidas no processo de invasão se consumirem recursos de níveis tróficos baixos. A primeira predição é baseada na premissa que espécies onívoras apresentam elevada plasticidade alimentar sendo capazes de alterar suas dietas de acordo com a disponibilidade local de recursos alimentares (Gerking 1994); enquanto aquelas piscívoras são beneficiadas pela elevada disponibilidade de espécies forrageiras e jovens de espécies de maior porte em áreas de planície. No caso das especialistas, em especial as detritívoras, são favorecidas porque os recursos explorados são raramente limitantes em ambientes aquáticos (Gido e Franssen 2007; Agostinho et al. 2015).

2 MATERIAL E MÉTODO

2.1 ÁREA DE ESTUDO

As áreas selecionadas para a avaliação dos aspectos relacionados com a dispersão e sucesso na colonização de nove espécies de peixes no alto Rio Paraná foram, a bacia do Rio Cuiabá (área de distribuição natural das espécies) e a planície de inundação do alto Rio Paraná (área invadida) (Fig. 1).

O Rio Cuiabá possui uma extensão de aproximadamente 850 km, recebendo essa denominação após a união do rio Manso e Cuiabazinho. Juntamente com o Rio Paraguai, são os principais formadores do Pantanal do Mato Grosso. A região é marcada por elevada pluviosidade e períodos bem definidos de seca e cheia. A área de amostragem deste estudo está localizada entre o rio Manso e o Município de Barão de Melgaço (350 Km), incluindo o canal do Rio Cuiabá e os trechos inferiores dos rios Manso e Cuiabazinho (sete locais de amostragens), e lagoas situadas nas partes mais baixas do trecho estudado (duas lagoas) (Fig. 1).

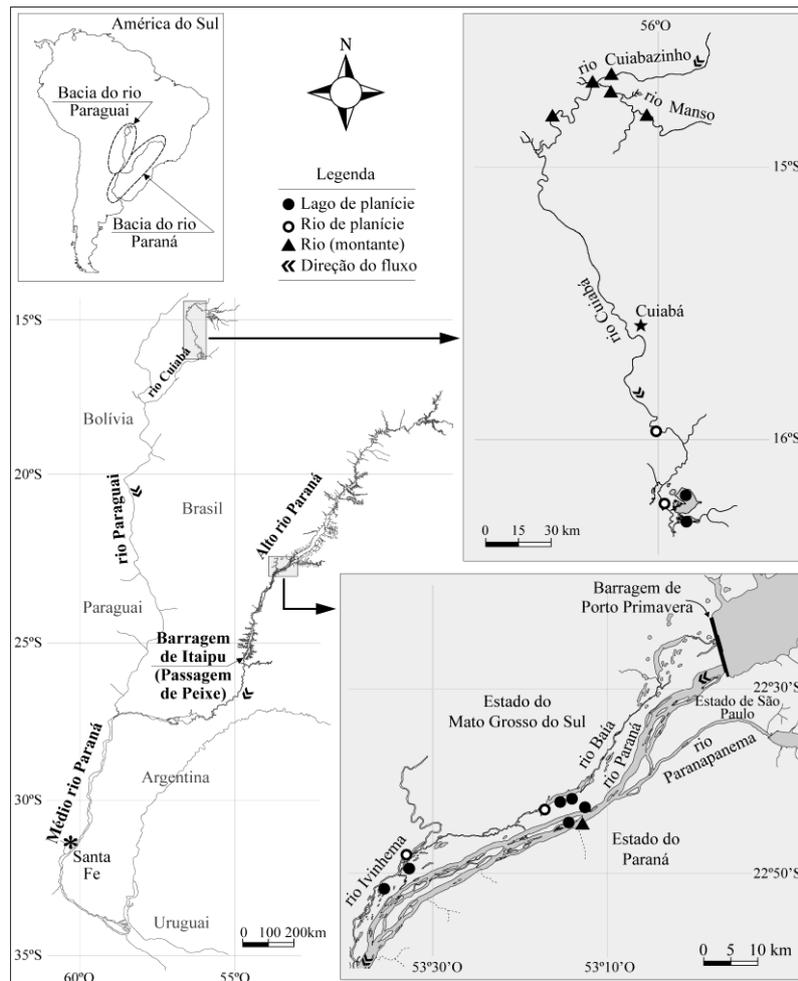


Fig. 1 Mapa da área de distribuição natural das espécies de peixes estudadas (bacia do Rio Paraguai e médio Rio Paraná) e da área invadida (alto Rio Paraná) com detalhes dos locais de amostragem nas duas áreas (bacia do Rio Cuiabá e planície de inundação do alto rio Paraná)

O sistema rio-planície de inundação do alto Rio Paraná apresentava originalmente 480 km de comprimento, localizado entre os municípios de Três Lagoas (Mato Grosso do Sul) e Guaíra (Estado Paraná). Metade dessa área foi tomada pelo reservatório de Porto Primavera e, atualmente, a planície ocupa 230 quilômetros entre a barragem de Porto Primavera e o reservatório de Itaipu, representando o último trecho lótico relevante no alto Rio Paraná em território brasileiro. A região apresenta períodos de seca e cheia, porém, menos pronunciados. A área de amostragem neste estudo está localizada entre os rios Paranapanema e Ivinhema, incluindo os canais principais dos

rios Paraná, Baía e Ivinhema (quatro locais de amostragens) e lagoas (três locais de amostragens), distribuídos ao longo de 80 km (Fig. 1).

O reservatório de Itaipu, formado em outubro de 1982, inundou o Salto de Sete Quedas eliminando a barreira natural que separava duas províncias ictiofaunísticas. A barragem do reservatório (Fig. 1), localizada a 150 km abaixo da antiga barreira natural, tornou-se uma nova barreira para a dispersão dos peixes. Em 2002, foi construído um canal para passagem de peixes (Fig. 1) (canal de piracema) conectando o trecho do rio Paraná abaixo da barragem de Itaipu ao reservatório, com o objetivo de permitir a ascensão de peixes migradores de longas distâncias. O canal apresenta 10 km de extensão e nivela uma diferença de 120 m entre o rio Paraná e o reservatório (Makrakis et al. 2007).

2.2 AMOSTRAGEM

Os peixes foram amostrados no período de março de 2000 a fevereiro de 2004, na área de distribuição natural (bacia do Rio Cuiabá). Na área invadida (planície de inundação do alto Rio Paraná) isso ocorreu entre março de 1986 e março de 2015. As capturas, em ambas as bacias, foram realizadas com um conjunto de redes de espera com diferentes malhagens (variando de 3 a 16 cm entre nós opostos), que ficaram expostas por 24 horas e foram revistadas às 8:00, 16:00 e 22:00 horas. Os peixes capturados foram identificados, contados, medidos e eviscerados. Os estômagos que continham alimento foram fixados em formol 4% para a análise da dieta. Do total de espécies capturadas nas amostragens, foram analisadas neste estudo nove delas com distribuição natural no rio Cuiabá e que invadiram o alto rio Paraná (Tabela 1).

Tabela 1 Lista de espécies analisadas, ano de primeiro registro nas capturas na área invadida, comprimento máximo (LS_{max}) e número de estômagos analisados na área nativa (NAT) e na área invadida (INV)

Espécies	Primeiro Registro	LS_{max} – cm		Número de Estômagos	
		NAT	INV	NAT	INV
<i>Loricariichthys platymetopon</i>	1986	28,0	33,0	30	30
<i>Serrasalmus marginatus</i>	1986	25,7	25,5	110	110
<i>Parauchenipterus galeatus</i>	1986	17,0	23,0	30	30
<i>Hemiodus orthonops</i>	2008	29,5	31,0	30	30
<i>Trachydoras paraguayensis</i>	1986	12,5	13,0	30	30
<i>Auchenipterus osteomystax</i>	1986	25,5	26,0	60	60
<i>Pterodoras granulosus</i>	1986	51,0	54,0	60	60
<i>Hypophthalmus oreomaculatus</i>	1986	46,0	46,2	30	20
<i>Sorubim lima</i>	1986	51,0	54,0	30	36

2.3 ANÁLISE DA ABUNDÂNCIA

A abundância das espécies na área invadida foi avaliada pela captura por unidade de esforço (CPUE), expressa em número de indivíduos/1000 m² de redes em 24 horas. A participação de cada espécie na nova área foi expressa com base em seu percentual em relação ao total.

Com o objetivo de verificar se as espécies que dispersaram para o alto rio Paraná obtiveram sucesso na colonização do novo ambiente, foi avaliada a trajetória temporal (ao longo dos anos - de 1986 a 2015) na abundância das espécies na área invadida utilizando-se uma análise de regressão linear simples (Gotelli e Ellison 2004) para verificar a existência de correlação entre a abundância da espécie invasora (variável dependente) e os anos de amostragem (variável independente). Assumiu-se que valores positivos de β indicam sucesso das espécies invasoras no novo ambiente. Todas as análises foram realizadas com nível de significância de $p < 0,05$, sendo conduzidas no *software* Statistica 7.1 (Statsoft, Inc., 2005).

2.4 ANÁLISE DA DIETA

Os estômagos foram dissecados e seus conteúdos analisados sob microscópio estereoscópico e óptico. Os itens alimentares foram identificados com auxílio de chaves de identificação específicas e quantificados através do método volumétrico (Hyslop 1980). O volume de cada item foi obtido de duas maneiras: pelo deslocamento da coluna de água utilizando-se uma bateria de provetas graduadas, quando os itens alimentares apresentaram volume superior a 0,1ml, e através de placa milimetrada, onde o volume é obtido em mm^3 e posteriormente transformado em ml, quando o volume foi inferior a 0,1ml.

Para avaliar a existência de diferenças significativas na composição da dieta das espécies entre a área nativa (Rio Cuiabá) e a área invadida (alto Rio Paraná) foi utilizada uma Análise de Variância Permutacional Multivariada (PERMANOVA) (Anderson et al. 2008) aplicada a uma matriz de dados de itens alimentares por estômago analisado, com valores de volume dos itens alimentares para cada espécie separadamente. Foi utilizada a distância de Bray-Curtis como medida de dissimilaridade, e 9999 permutações para testar a significância da estatística do pseudo-F derivado da PERMANOVA. As análises estatísticas foram conduzidas no *R Programming Environment* usando o pacote Vegan (Oksanen et al. 2007) (The R Project for Statistical Computing, <http://www.r-project.org/>).

A amplitude de nicho trófico foi calculada para cada espécie através do Índice de Levins (Krebs 1999). Este índice de Levins calcula a uniformidade de distribuição de itens entre os diversos recursos alimentares consumidos de acordo com a seguinte fórmula:

$$B = 1 / \left(\sum_{i=1}^n p_i^2 \right), \text{ onde: } B = \text{amplitude do nicho trófico, } p_i \text{ é a proporção da presa } i$$

na dieta, e n é o número de itens alimentares.

3 RESULTADOS

3.1 ABUNDÂNCIA

As espécies analisadas participaram com quase a metade do total de indivíduos capturados durante o período (nativas e invasoras). Entre as espécies invasoras, *Loricariichthys platymetopon*, *Serrasalmus marginatus* e *Parauchenipterus galeatus* foram as que apresentaram os maiores valores de CPUE, sendo *L. platymetopon*, a mais capturada, representou 15% desse número (Tabela 2). Por outro lado, as espécies *S.*

lima, *Pterodoras granulosus* e *Hypophthalmus oreomaculatus* foram pouco capturadas e, representaram cada uma, menos que 0,5% da captura total (Tabela 2).

Tabela 2 Valores médios (μ) e desvio padrão (σ) da CPUE total (CPUE – número de indivíduos /1.000m² de redes de espera), e representatividade percentual média (R) para as espécies na área invadida (alto Rio Paraná).

Espécies	μ	σ	R
<i>Loricariichthys platymetopon</i>	153,59	$\pm 44,83$	15,13
<i>Serrasalmus marginatus</i>	78,33	$\pm 57,33$	11,38
<i>Parauchenipterus galeatus</i>	74,16	$\pm 47,05$	6,81
<i>Hemiodus orthonops</i>	47,22	$\pm 31,94$	4,71
<i>Trachydoras paraguayensis</i>	48,78	$\pm 37,98$	2,63
<i>Auchenipterus osteomystax</i>	27,67	$\pm 14,60$	2,27
<i>Pterodoras granulosus</i>	2,41	$\pm 1,52$	0,45
<i>Hypophthalmus oreomaculatus</i>	2,57	$\pm 1,87$	0,35
<i>Sorubim lima</i>	1,72	$\pm 2,18$	0,25

Os resultados da análise de regressão mostraram que, das nove espécies invasoras analisadas, seis (*S.marginatus*, *S.lima*, *P.granulosus*, *P.galeatus*, *A.osteomystax*, e *H.orthonops*) apresentaram correlação positiva entre os valores de abundância e o tempo em anos desde o primeiro registro na área invadida (Fig. 2; Tab. 3), enquanto três espécies (*H.oreomaculatus*, *T.paraguayensis* e *L.platymetopon*) apresentaram correlação negativa, indicando que suas abundâncias nos anos mais recentes são menores que nos primeiros anos da invasão (Fig. 2; Tab.3).

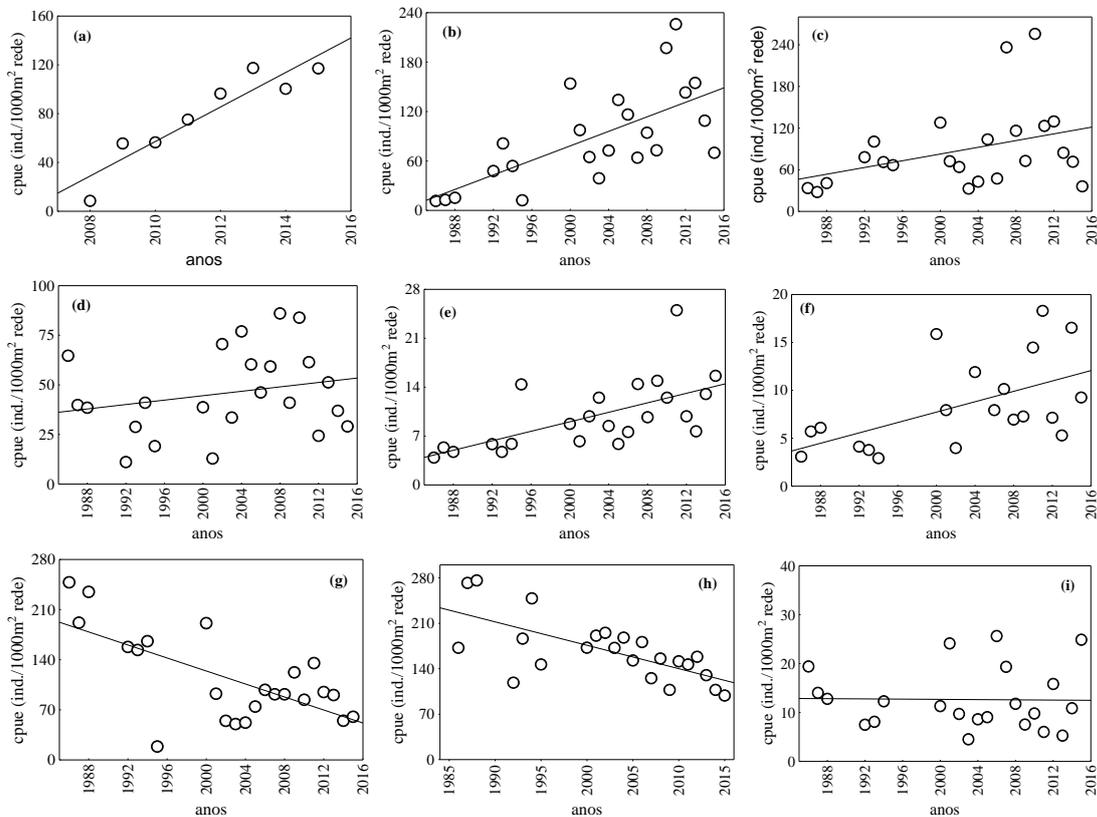


Fig. 2 Regressão linear simples entre os dados de abundância e anos decorridos desde o primeiro registro na área invadida (alto Rio Paraná). a= *Hemiodus orthonops*; b= *Parauchenipterus galeatus*; c=*Serrasalmus marginatus*; d= *Auchenipterus osteomystax*; e= *Pterodoras granulosus*; f= *Sorubim lima*; g= *Trachydoras paraguayensis*; h= *Loricariichthys platymetopon*; i= *Hypophthalmus oreomaculatus*.

Tabela 3 Valores de Beta (β) e *P* da análise de Regressão aplicada aos dados de abundância para as espécies na área invadida (alto Rio Paraná).

Espécies	β	<i>P</i>
<i>Loricariichthys platymetopon</i>	-3,60	0,0014
<i>Serrasalmus marginatus</i>	2,42	0,0122
<i>Parauchenipterus galeatus</i>	4,40	0,0001
<i>Hemiodus orthonops</i>	14,1	0,0081
<i>Trachydoras paraguayensis</i>	-4,54	0,0022
<i>Auchenipterus osteomystax</i>	0,56	0,2820
<i>Pterodoras granulosus</i>	0,34	0,0039
<i>Hypophthalmus oreomaculatus</i>	-0,01	0,9338
<i>Sorubim lima</i>	0,27	0,0111

3.2 COMPOSIÇÃO DA DIETA

Os resultados da PERMANOVA mostraram que a dieta das espécies foi significativamente diferente entre a área nativa (Rio Cuiabá) e a invadida (alto Rio Paraná), com exceção da dieta de *H. oreomaculatus* e *S. marginatus* (Tabela 4).

Tabela 4 Resultados da análise de variância permutacional multivariada (PERMANOVA) aplicados aos dados de dieta das espécies na área nativa (Rio Cuiabá) e invadida (alto Rio Paraná).

Espécies	PERMANOVA
<i>Loricariichthys platymetopon</i>	$F_{30;30}=6,43$; $p<0,001$
<i>Serrasalmus marginatus</i>	$F_{100;100}=0,18$; $p=0,802$
<i>Parauchenipterus galeatus</i>	$F_{100;100}=3,29$; $p=0,004$
<i>Hemiodus orthonops</i>	$F_{100;100}=3,19$; $p=0,019$
<i>Trachydoras paraguayensis</i>	$F_{30;30}=10,05$; $p<0,001$
<i>Auchenipterus osteomystax</i>	$F_{30;30}=5,71$; $p<0,001$
<i>Pterodoras granulosus</i>	$F_{30;30}=18,70$; $p<0,001$
<i>Hypophthalmus oreomaculatus</i>	$F_{30;30}=0,59$; $p=0,488$
<i>Sorubim lima</i>	$F_{30;30}=3,80$; $p=0,004$

A dieta de *S. lima* foi composta predominantemente por peixes. Na área nativa houve predomínio de Characiformes (61% da dieta), enquanto na invadida a espécie consumiu principalmente Gymnotiformes (41%), complementando a dieta com Decapoda (28%; Fig. 3a). A amplitude do nicho foi maior na área invadida ($B=3,9$) onde houve incremento na riqueza de itens alimentares foi maior em relação à área

nativa ($B=2,25$). A dieta de *S. marginatus* não variou entre as áreas nativa e invadida, e foi composta quase que exclusivamente por peixes em ambas ($>90\%$ da dieta – basicamente nadadeiras) (Fig. 3b). Os valores de amplitude do nicho foram baixos e iguais para as duas áreas ($B=1,06$).

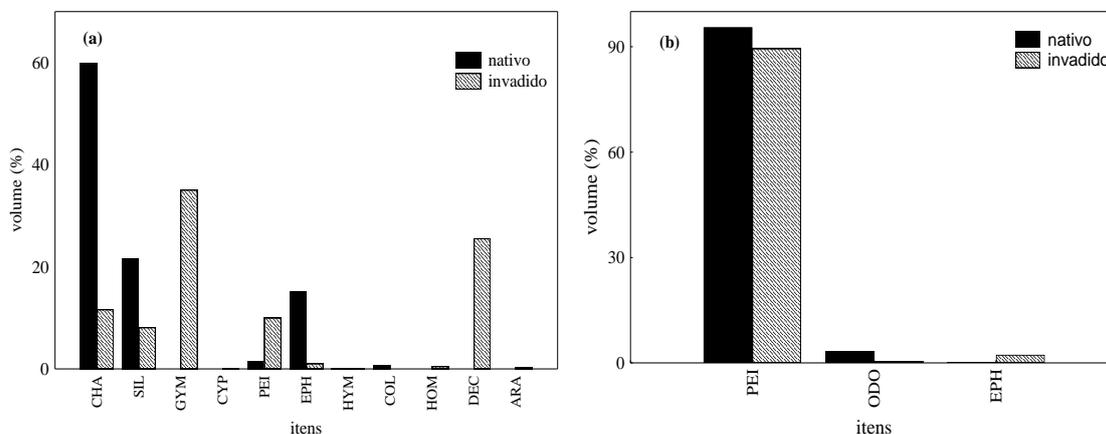


Fig. 3 Composição da dieta das espécies piscívoras *Sorubim lima* (a) e *Serrasalmus marginatus* (b), na área nativa (Rio Cuiabá) e na área invadida (alto Rio Paraná). CHA= Characiformes; SIL= Siluriformes; GYM= Gymnotiformes; CYP= Cyprinodontiformes; PEI= Peixe; EPH= Ephemeroptera; HYM=Hymenoptera; COL=Coleoptera; DEC= Decapoda; HOM=Homoptera; ARA= Araneae; ODO=Odonata.

A análise dos conteúdos estomacais de *P. granulatus* mostrou uma dieta composta basicamente por vegetais terrestres e aquáticos, bivalves e gastrópodes (Fig.4a). Em sua área nativa, *P. granulatus* consumiu predominantemente vegetais terrestres (folhas e frutos- 81% da dieta), enquanto no ambiente invadido houve um incremento no consumo de vegetal aquático (32%) e um decréscimo no consumo dos terrestres (48%). Além disso, bivalves e gastrópodes foram itens importantes na área invadida. Por outro lado, a dieta de *P. galeatus* na área nativa foi composta por peixes (45% da dieta) e vegetal terrestre (33%) sendo complementada por invertebrados (22%; Fig. 4b). Já na área invadida houve decréscimo no consumo de peixes (15%) e vegetal terrestre (8%), com um incremento marcante de invertebrados (64%; Fig. 4b). Para estas duas espécies onívoras foi verificado um aumento na amplitude do nicho trófico na área invadida ($B=2,80$ e $8,50$ para *P. granulatus* e *P. galeatus*, respectivamente) comparada à área nativa ($B=1,50$ e $3,06$, respectivamente).

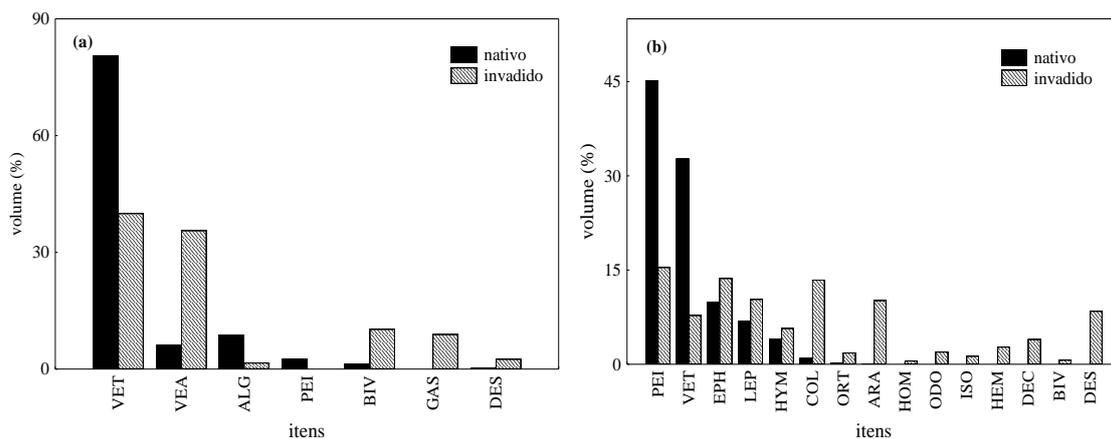


Fig. 4 Composição da dieta das espécies onívoras *Pterodoras granulosus* (a) e *Parauchenipterus galeatus* (b) na área nativa (Rio Cuiabá) e na área invadida (alto Rio Paraná). VET=Vegetal superior terrestre; VEA=Vegetal superior aquático; ALG=Algas; PEI= Peixe; BIV=Bivalvia; GAS=Gastropoda; DES=Detrito/sedimento; EPH=Ephemeroptera; LEP=Lepidoptera; HYM=Hymenoptera; COL=Coleoptera; ORT=Orthoptera; ARA= Aranaea; HOM=Homoptera; ODO=Odonata; ISO=Isoptera; HEM=Hemiptera; DEC= Decapoda.

H. orthonops consumiu, na área nativa, principalmente detrito/sedimento e vegetal superior aquático (41% e 38% da dieta, respectivamente), enquanto na invadida houve um incremento de algas filamentosas (39% da dieta- basicamente *Zygnemaphyceae*) e larvas de Diptera (17%) na dieta, e um decréscimo de vegetal superior aquático (10%; Fig. 5a). A amplitude de nicho na área invadida ($B=3,39$) foi levemente maior que na área nativa ($B=3,05$). A dieta de *L. platymetopon* foi composta principalmente por detrito/sedimento tanto na área nativa quanto na invadida (61% e 87%, respectivamente), porém na área nativa a espécie consumiu uma quantidade relevante de invertebrados, que juntos representaram 34% da dieta (Fig. 5b). Além disso, a amplitude no nicho foi maior na área nativa ($B=2,38$) comparada à invadida ($B= 1,31$).

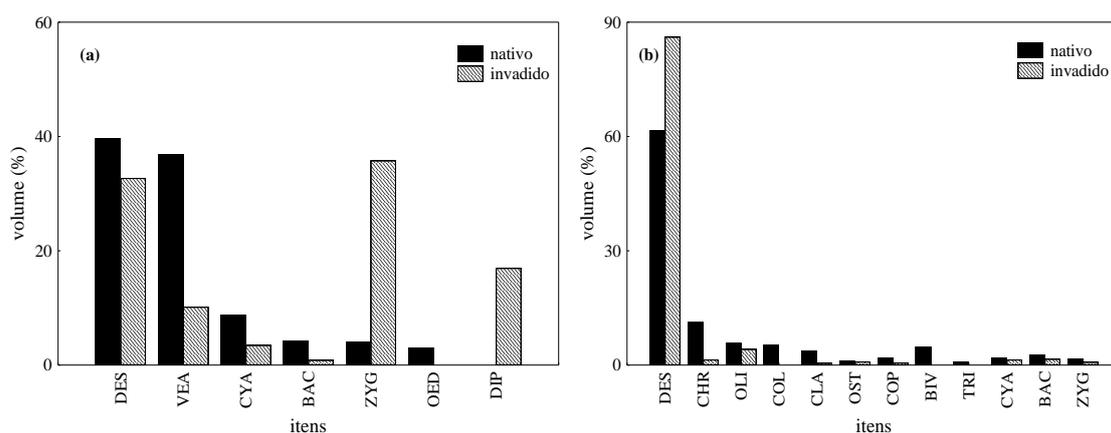


Fig. 5 Composição da dieta das espécies detritívoras (a) *Hemiodus orthonops*, (b) *Loricariichthys platymetopon*, na área nativa (Rio Cuiabá) e na área invadida (alto Rio Paraná). DES=Detrito/sedimento; VEA=Vegetal superior aquático; CYA=Cyanophyceae; BAC=Bacillariophyceae; ZYG=Zygnemaphyceae; OED=Oedogonophyceae; DIP= Diptera; CHR= Characeae; OLI=Oligochaeta; COL= Coleoptera; CLA=Cladocera; OST=Ostracoda; COP=Copepoda; BIV=Bivalvia; TRI= Tricoptera.

A dieta de *H. oreomaculatus* não diferiu significativamente entre a área nativa e a invadida (Tab. 4). Foi composta quase que exclusivamente por Cladocera (60% e 77% na área nativa e invadida, respectivamente) e Copepoda (38% e 21%, respectivamente) (Fig. 6a). A dieta de *T. paraguayensis* foi composta por detrito/sedimento (37% da dieta), seguido por Nematoda (15,9%), Cladocera (14,5%) e Diptera (12%), na área nativa. Já, na área invadida Ostracoda foi o recurso mais consumido (52%), e detrito/sedimento representou apenas 16% da dieta (Fig. 6b). *Auchenipterus osteomystax* consumiu quase que exclusivamente insetos em ambas as áreas, sendo Ephemeroptera (65% e 67% da dieta na área nativa e invadida, respectivamente) o principal item da dieta (Fig. 6c). Os valores de amplitude do nicho para as espécies invertívoras aquáticas variaram pouco entre a área nativa ($B=4,84, 1,98$ e $2,15$ para *H. oreomaculatus*, *T. paraguayensis* e *A. osteomystax*, respectivamente) e a invadida ($B=3,18, 1,57$ e $2,10$, respectivamente), porém foram sempre menores na área invadida.

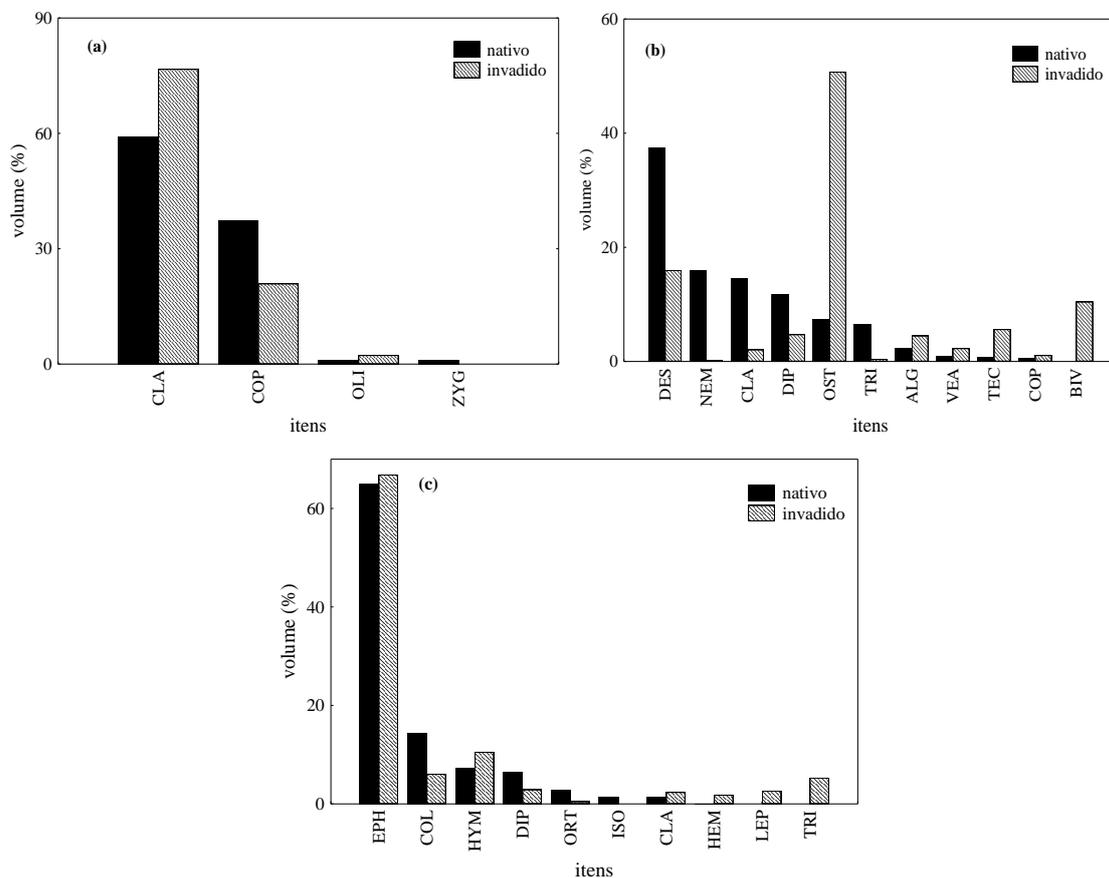


Fig. 6 Composição da dieta das espécies invertívoras aquáticas (a) *Hypophthalmus oreomaculatus*, (b) *Trachydoras paraguayensis* (c) *Auchenipterus osteomystax*, na área nativa (Rio Cuiabá) e na área invadida (alto Rio Paraná). CLA=Cladocera; COP=Copepoda; OLI=Oligochaeta; ZYG=Zignemaphyceae; DES=Detrito/sedimento; NEM=Nematoda; DIP= Diptera; OST=Ostracoda; TRI=Trichoptera; ALG=Alga; VEA=Vegetal superior aquático; TEC= Tecameba; COP= Copepoda; BIV=Bivalvia; EPH=Ephemeroptera; COL=Coleoptera; HYM=Hymenoptera; ORT= Orthoptera; ISO=Isoptera; HEM=Hemiptera; LEP=Lepidoptera;

4 DISCUSSÃO

A invasão biológica ocorre quando espécies são introduzidas em um ambiente fora de sua área de distribuição natural (Rejmánek 1999), que conseguem vencer os filtros ambientais (Colautti e Macisaac 2004), e se estabelecer, apresentando um aumento de sua abundância inicial e ao longo do tempo (Blossey 1993). As espécies de peixes invasoras que dispersaram para o alto Rio Paraná após o alagamento da barreira natural que separava esse segmento do restante da bacia pelo reservatório de Itaipu, participaram com cerca da metade das capturas totais na planície de inundação. As espécies aqui analisadas contribuíram com cerca de 46% das capturas por unidade de esforço, o que é uma proporção elevada quando comparada com outros ambientes (Agostinho e Zalewski 1995; Agostinho et al. 1997). Desse modo, considerando o conjunto dos anos amostrados, evidenciou-se um incremento temporal marcante na abundância de seis das nove espécies estudadas, sendo os valores de CPUE registradas para os anos finais superiores aos iniciais. Estes resultados demonstram que embora todas as espécies tenham tido sucesso na colonização e estabelecimento, apenas parte delas mostram tendências de incremento populacional a longo prazo. A proliferação destas espécies no novo ambiente sugere que a contribuição proporcional das guildas tróficas a que pertencem tenha sido incrementada de forma extraordinária nas assembleias de peixes (Olden et al. 2006).

O sucesso das espécies piscívoras *S. lima* e *S. marginatus* na área invadida, evidenciado pelo aumento da abundância ao longo dos anos após o primeiro registro, está associado à capacidade destas espécies de explorar uma elevada diversidade de presas (Menetta et al. 2003) altamente disponíveis em planícies de inundação, particularmente espécies de peixes de pequeno porte e jovens daquelas de maior porte (Pereira et al. 2016). No caso da piranha *S. marginatus*, segunda espécie invasora mais capturada na planície, além do hábito piscívoro o comportamento alimentar é um atributo que favoreceu sua expansão na área invadida. Esta espécie é considerada uma predadora de parte de peixes, consumindo principalmente nadadeiras, estratégia rentável que garante rapidamente um recurso com elevado valor nutritivo e elevada disponibilidade (Winemiller 1989; Ferreira e Vicentin 2014), além de ser uma fonte renovável de alimento (Sazima e Pombal-Jr 1988). Estudos mostraram que a congênera *Serrasalmus maculatus*, nativa na planície, apresentou um decréscimo marcante na abundância após a invasão de *S. marginatus* (Agostinho e Júlio-Junior 2000) o que pode estar associado à forte sobreposição alimentar entre as espécies e à agressividade de *S. marginatus*, com comportamento territorialista (Agostinho et al. 2003). Essas tendências sugerem que a espécie invasora tem melhor habilidade competitiva, mecanismo que contribui para o sucesso na colonização do novo ambiente (Côté et al. 2013).

As duas espécies onívoras, *P. granulosus* e *P. galeatus*, foram bem sucedidas no ambiente invadido, confirmando que a onívoros é uma estratégia vantajosa no processo de invasão (Moyle e Light 1996b; Ruesink 2005), dado que peixes que pertencem a essa guilda são capazes de se alimentar de vários recursos (desde algas à vegetal superior, e de invertebrados a peixes). Ambas espécies foram consideradas generalistas tróficas, portanto com um amplo espectro alimentar, explorando a gama altamente diversificada de itens alimentares característica de ambientes tropicais (Hahn et al. 1997). O hábito generalista tem sido considerado um atributo vantajoso na colonização de um novo ambiente (Grabowska e Przybylski 2014; Nurkse et al. 2016), especialmente se

associado a atributos específicos como plasticidade alimentar, baixa longevidade e alta performance reprodutiva (Winemiller 1989; Garcia-Berthou 2007; Rocha et al. 2009; Pereira et al. 2016). *Parauchenipterus galeatus* ocupou a terceira posição entre as espécies invasoras capturadas, enquanto *P. granulosus*, embora com um incremento também acentuado na abundância relativa, indicando seu sucesso de longo prazo no estabelecimento na planície, apresentou baixa abundância. No reservatório de Itaipu, de onde ascendeu para a planície, *P. granulosus* é uma das espécies mais abundantes na pesca comercial (Agostinho et al. 2003). Sua menor abundância em relação a *P. galeatus* deve estar relacionada ao porte. A maioria das espécies invasoras é de pequeno tamanho e rápido crescimento (Marchetti et al, 2004), o que favorece *P. galeatus* cujo tamanho máximo foi de 9 cm na área invadida, enquanto *P. granulosus* é uma espécie de grande porte que atingiu 54 cm na área invadida.

Algumas espécies com alta especialização trófica também foram bem-sucedidas no processo de invasão na planície, o que à primeira vista parece paradoxal se considerado o sucesso das onívoras. Assim, a detritivoria, estratégia altamente especializada que requer adaptações morfológicas para a obtenção, digestão e assimilação do alimento (Bowen 1983; Fugi et al. 1996), caracterizou a dieta de *H. orthonops*, bem-sucedida na colonização da planície. Essa espécie foi registrada na planície somente em 2008, após a construção do canal de piracema no reservatório de Itaipu por onde ter tido acesso ao reservatório e a planície (Agostinho et al. 2015). Apesar da recente invasão, *H. orthonops* apresentou um incremento exponencial em sua população já nos primeiros anos de sua invasão, devido à pressão de propágulo, tornando-se a quarta espécie mais capturada na planície. A detritivoria é considerada uma estratégia alimentar vantajosa para espécies invasoras (Koehn 2004; Gido e Franssen 2007; Agostinho et al. 2015); estas espécies se alimentam em níveis baixos da cadeia alimentar, como detrito e algas, que raramente são limitados nos ambientes aquáticos (Roughgarden 1974; Moyle and Light 1996a; Winemiller e Kelso-Winemiller 2003). De acordo com Gido e Franssen (2007) espécies invasoras que conseguem sustentar o crescimento e a reprodução com uma dieta baseada em recursos de baixa qualidade nutricional tendem a se tornarem integradas dentro da comunidade local. Este é o caso de *H. orthonops* que além de consumir predominantemente detrito, complementou a dieta com vegetal superior aquático no ambiente nativo e algas filamentosas na área invadida, indicando que não encontrou restrições alimentares na nova área onde estes recursos são altamente disponíveis.

A detritívora *L. platymetopon*, ao contrário do esperado, não apresentou incremento da população ao longo dos anos, mesmo sendo capaz de alterar de forma consistente a dieta na área invadida, onde consumiu uma elevada proporção de invertebrados, comportamento considerado vantajoso para o sucesso na invasão (Winemiller 1989; Garcia-Berthou 2007; Rocha et al. 2009; Pereira et al. 2016). No entanto, a trajetória temporal na abundância de *L. platymetopon* diferiu das demais espécies invasoras. Já no início da invasão (entre 86 e 88) houve uma explosão populacional desta espécie (atingindo valores médios mensais da CPUE=280) e, mesmo com o decréscimo na abundância, ela se manteve como a espécie invasora mais capturada na planície, evidenciando o sucesso da invasão. A expansão desta espécie para reservatórios do Rio Paranapanema (Estado e São Paulo) (Hoffmann et al. 2005; Souto et al. 2004; Casimiro et al. 2016) a montante da planície, reforça o sucesso de *L. platymetopon* como invasora.

Auchenipterus osteomystax se alimentou primariamente de insetos aquáticos (principalmente Ephemeroptera), como também relatado por Hahn et al. (1998) e Barili et al. (2012), o que indica especialização trófica; no entanto, esta espécie obteve sucesso na colonização da área invadida, contrariando nossa predição de que especialistas só seriam bem sucedidos se utilizassem recursos como detritos e algas. Este fato provavelmente está associado à capacidade de *A. osteomystax* incluir em sua dieta uma variedade de insetos, como observado neste estudo, e apresentar adaptações morfológicas para se deslocar e se alimentar na região pelágica (Freire e Agostinho 2000) o que possibilita o consumo de insetos aquáticos e terrestres, além de microcrustáceos (Barili et al. 2012). O sucesso de *A. osteomystax* na colonização de novos *habitats*, como os reservatórios, tem sido frequentemente registrado (Agostinho e Zalewski 1995; Cecilio et al. 1997; Barili et al. 2012), e uma das justificativas é a ocupação da superfície desses ambientes, onde além de insetos, esta espécie é capaz de explorar o zooplâncton (Barili et al. 2012), um recurso altamente disponível em reservatórios recém-formados (Rocha et al. 1999; Bonecker et al. 2001).

As demais espécies invertívoras aquáticas (*H. oreomaculatus* e *T. paraguayensis*) apresentaram decréscimo na abundância ao longo do tempo, porém apresentaram diferentes trajetórias temporais. A abundância de *H. oreomaculatus* foi baixa desde o início da invasão e permaneceu assim ao longo dos anos, com um pequeno decréscimo. Logo após a formação do reservatório de Itaipu (que eliminou a barreira geográfica de Sete Quedas permitindo o acesso da espécie a planície) *H. oreomaculatus* tornou-se uma das espécies mais abundantes (Agostinho et al. 1994), sendo que o hábito zooplânctófago justifica sua explosão em reservatórios, onde o zooplâncton também se torna extremamente abundante (Rocha et al. 1999; Bonecker et al. 2001). Esta espécie não apresentou diferença significativa na dieta entre a área nativa e invadida, se alimentando quase que exclusivamente de plâncton. Assim, alguns fatores associados à alimentação podem estar envolvidos no processo de invasão que manteve um número baixo de indivíduos ao longo do tempo na planície: esta espécie é extremamente especializada no consumo de plâncton, um recurso menos disponível nos rios de planície, e tem estratégia filtradora, espectro alimentar restrito e com alto grau de seleção (Abujanra e Agostinho 2002), o que não permite alterações consistentes na sua dieta.

No início e nos primeiros anos que sucederam a invasão *T. paraguayensis* foi muito abundante na planície, porém ao longo dos anos houve uma queda drástica, indicando que a espécie não foi capaz de se manter abundante. Embora tenha havido diferença na dieta de *T. paraguayensis* entre as áreas, isso ocorreu principalmente em relação à proporção dos itens, pois esta espécie é especializada no consumo de organismos bentônicos e apresenta adaptações morfológicas para explorar estes recursos (Fugi et al. 1996). Assim, a disponibilidade de organismos bentônicos pode ter sido um dos fatores que influenciaram a queda desta espécie; após a formação do reservatório de Porto Primavera, a montante da planície, o controle da vazão e a redução no aporte de nutrientes e sedimentos provavelmente comprometeram os recursos alimentares (fauna bentônica) utilizados por *T. paraguayensis* reduzindo a população na calha principal do rio (Oporto 2008).

Os resultados corroboram a hipótese de que apresentar maior capacidade de variação na exploração de nicho alimentar pode representar vantagem adaptativa às espécies invasoras em seus ambientes ocupados. Nesse sentido, consumir detritos também eleva o *fitness* da espécie em virtude da elevada disponibilidade de detrito em

ambientes aquáticos. Para Moyle e Ellsworth (2004) qualquer espécie pode ser introduzida, porém poucas espécies se tornam invasoras. Dessa forma, conhecer as estratégias alimentares utilizadas por peixes, bem como as variações em suas dietas pode ser o primeiro passo para entender o processo de invasão e sucesso de uma espécie em um novo ambiente. Nesse estudo, embora tenham ocorrido variações na abundância das espécies invasoras, os piscívoros, onívoros e detritívoros foram às categorias tróficas com maior contribuição nas capturas na planície do alto Rio Paraná (ambiente invadido). Assim, confirmam-se as predições de que as espécies que serão mais bem sucedidas no processo de invasão são as onívoras, piscívoras e detritívoras, devido à plasticidade alimentar e a grande disponibilidade de recursos alimentares utilizados por estas espécies, que raramente são limitantes nos ecossistemas aquáticos. Dessa forma, conhecer a guilda à qual a espécie pertence pode ser o primeiro passo para entender o processo de estabelecimento de espécies de peixes. Mais ainda, entender os fatores que facilitam o processo de invasão das espécies de peixes é de extrema importância para que sejam adotadas medidas eficientes de manejo.

REFERÊNCIAS

- Abujanra F, Agostinho AA (2002) Dieta de *Hypophthalmus edentatus* (Spix, 1829) (Osteichthyes, Hypophthalmidae) e variações de seu estoque no reservatório de Itaipu. *Acta Sci* 24:401–410
- Agostinho, CS, Julio-Júnior HF (2000) Observation of an invasion of the piranha *Serrasalmus marginatus* Valenciennes, 1947(Osteichthyes, Serrasalmidae) into the Upper Paraná River, Brazil. *Acta Sci* 24:391–395
- Agostinho AA, Benedito-Cecílio E, Gome LC et al (1994) Spatial and temporal distribution of sardela, *Hypophthalmus edentatus* (pisces, SILUROIDEI), in the area of influence of the Itaipu Reservoir (Paraná, Brazil). *Rev Unimar* 16:27–40
- Agostinho AA, Gomes LC, Suzuki HI et al (2003) Migratory fishes of the upper Paraná river basin Brazil. In: Carolsfeld J, Harvey B, Ross C et al (eds) *Migratory fishes of South America: biology, fisheries and conservation status*. World Bank, Vitória, pp 19–89
- Agostinho AA, Miranda LE, Bini LM et al (1997) Patterns of colonization in neotropical reservoirs, and prognoses on aging. In: Tundisi JG, Straskraba M (eds) *Theoretical reservoir ecology and its applications*. International Institute of Ecology (IIE), São Carlos, pp 227–265
- Agostinho AA, Suzuki HI, Fugi R et al (2015) Ecological and life history traits of *Hemiodus orthonops* in the invasion process: looking for clues at home. *Hydrobiologia* 746:415–430
- Agostinho AA, Zalewski M (1995) The dependence of fish community structure and dynamics on floodplain and riparian ecotone zone in Paraná River, Brazil. *Hydrobiologia* 303:141–148
- Agostinho CS, Hahn NS, Marques EE (2003) Patterns of food resource use by two congeneric species of piranhas (*Serrasalmus*) on the upper Paraná river floodplain. *Brazilian Arch Biol Technol* 63:177–182
- Agostinho CS, Agostinho AA, Pelicice F, et al (2007) Selectivity of fish ladders: a bottleneck in Neotropical fish movement. *Neotrop Ichthyol* 5:205–213

- Anderson M, Ray NG, Clarck RK (2008) Permanova+ for Primer: Guide to Software and Statistical Methods. Primer- E, *Plymouth*, p 214
- Araujo-lima C, Agostinho AA, Fabre NN (1995) Trophic aspects of fish communities in Brazilian rivers and reservoirs. In: Tundisi JG, Bicudo CEM, Tundisi MT (eds) *Limnology in Brazil*, Sciences, pp 105–136
- Barili E, Fugi R, Novakowski GC, Agostinho AA (2012) Impoundment effects in the population of *Auchenipterus osteomystax* (Siluriformes: Auchenipteridae): a neotropical reservoir case. *Rev Biol Trop* 60:699–708
- Blossey B (1993) Herbivory below ground and biological weed control: Life history of a root-boring weevil on purple loosestrife. *Oecologia* 94:380-387
- Bohn T, Sandlund OT, Amundsen PA et al (2004) Rapidly changing life history during invasion. *Oikos* 106:138–150
- Bonecker C, Lansac-Tôha C, Velho FA et al (2001). The temporal distribution pattern of copepods in Corumbá reservoir, State of Goiás, Brazil. *Hydrobiologia* 453: 375-384
- Bowen SH (1983) Detritivory in neotropical fish communities. *Environ Biol Fishes* 9:137–144
- Brown LR (2000) Fish communities and their associations with environmental variables, lower San Joaquin River drainage, California. *Environ Biol Fishes* 57:251–269
- Carpenter SR, Benson BJ, Biggs R et al (2007) Understanding regional change: A comparison of two lake districts. *Bioscience* 57:323–335
- Casimiro ACR, Garcia DAZ, Costa ADA et al (2016) Impoundments facilitate a biological invasion : Dispersal and establishment of non-native armoured catfish . *Limnologia* 62:34–37
- Cecilio EB, Agostinho AA, Pavanelli CS (1997) Colonização Ictiofaunística do Reservatório de Itaipu e Áreas Adjacentes. *Rev Bras Zool* 14:1–14
- Colautti RI, Macisaac HJ (2004) A neutral terminology to define 'invasive' species. *Divers Distrib* 10:135–141
- Côté IM, Green SJ, Hixon MA (2013) Predatory fish invaders: Insights from Indo-Pacific lionfish in the western Atlantic and Caribbean. *Biol Conserv* 164:50–61
- Drolet D, Locke A (2016) Relative importance of propagule size and propagule number for establishment of non-indigenous species: a stochastic simulation study. *Aquat Invasions* 11:101–110
- Ferreira FS, Vicentin W (2014) Trophic ecology of two piranha species , *Pygocentrus nattereri* and *Serrasalmus marginatus* (Characiformes , Characidae), in the floodplain of the Negro River , Pantanal. *Acta Limnol Bras* 26:381–391
- Ferreira H, Julio-Júnior HF, Tós CD et al (2009) A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the upper rio Paraná basin. *Neotrop Ichthyol* 7:709–718
- Fugi R, Hahn NS, Agostinho AA (1996) Feeding styles of five species of bottom-feeding fishes of the high Paran River. *Environ Biol Fishes* 46:297–307
- Garcia-Berthou E (2007) The characteristics of invasive fishes : What has been learned so far ? *Journal fish Biol* 71:33–55
- Gerking SD (1994) Feeding variability. In: Gerking SD (ed) *Feeding ecology of fish*. Academic Press, San Diego, CA, p 41–53
- Gido KB, Franssen NR (2007) Invasion of stream fishes into low trophic positions. *Ecol Freshw Fish* 16:457–464
- Gotelli NJ, Ellison AM (2004) *A primer of ecological statistics*. Sinauer, Sunderland, p

510

- Gozlan RE (2009) Biodiversity crisis and the introduction of non-native fish : solutions, not scapegoats. *Fish Fish* 10:109–110
- Grabowska J, Przybylski M (2014) Life-history traits of non-native freshwater fish invaders differentiate them from natives in the Central European bioregion. *Rev Fish Biol Fish* 25:165–178
- Hahn NS, Andrian IF, Fugi R et al (1997) Ecologia trófica. In: de Vazzoler AEAM, Agostinho AA, Hahn NS (eds) *A Planície de Inundação do Alto rio Paraná*. EDUEM, pp 209–228
- Hahn NS, Agostinho AA, Gomes LC (1998) Estrutura trófica da ictiofauna do reservatório de Itaipu (Paraná-Brasil) nos primeiros anos de sua formação. *Interciencia* 23:299–305
- Hoffmann AC, Orsi ML, Shibatta OA (2005) Diversidade de peixes do reservatório da UHE Escola Engenharia Mackenzie (Capivara), Rio Paranapanema, bacia do alto rio Paraná, Brasil, e a importância dos grandes tributários na sua manutenção. *Iheringia Série Zool* 95:319–325
- Hyslop EJ (1980) Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *J Fish Biol* 17:411–429
- Johnson PTJ, Olden JD, Zanden MJ V (2008) Dam invaders: Impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Front Ecol Environ* 6:357–363
- Júlio-Júnior H, Tós CD, Agostinho AA, Pavanelli CS (2009) A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the upper rio Paraná basin. *Neotrop Ichthyol* 7:709–718
- Koehn JD (2004) Carp (*Cyprinus carpio*) as a powerful invader in Australian waterways *Carp (Cyprinus carpio) as a powerful invader in Australian waterways*. *Freshw Biol* 49:881–894
- Krebs CJ (1999) *Ecology Methodology*. Addison Wesley Educational Publishers, Menlo Park, p 620
- Levine JM, Antonio CMD, Dukes JS et al (2003) Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceeding R Soc London* 270:775–781
- Lodge DM (1993) Biological Invasions: Lessons of ecology. *Trends Ecol Evol* 4:133–137
- Makrakis S, Gomes LC, Makrakis MC et al (2007) The Canal da Piracema at Itaipu dam as a fish pass system. *Neotrop Ichthyol* 5:185–195
- Menetta GI, Benedito-Cecilio E, Martinelli M (2003) Carbon sources and trophic position of the main species of fishes of Baía river, Paraná river floodplain, Brazil. *Arch Biol Technol* 63:283–290
- Marchetti MP, Light T, Moyle PB et al (2004) Fish Invasions in California Watersheds: Testing Hypotheses Using Landscape Patterns. *Ecol Appl* 14:1507–1525
- Moyle PB, Ellsworth S (2004) Alien invaders. In: Moyle P, Kelt D (eds) *Essays on wildlife conservation*. In: [http:// marinebio.org/Oceans/Conservation/Moyle](http://marinebio.org/Oceans/Conservation/Moyle)
- Moyle PB, Light T (1996a) Fish invasions in California : Do abiotic factors determine success? *Ecology* 77:1666–1670
- Moyle PB, Light T (1996b) Biological invasions of fresh water: empirical rules and assembly theory. *Biol Conserv* 78:149–161
- Nurkse K, Kotta J, Orav-Kotta H et al (2016) A successful non-native predator, round goby, in the Baltic Sea: generalist feeding strategy, diverse diet and high prey consumption. *Hydrobiologia* 777:271–281

- Oksanen J, Kindt R, Legendre P et al (2007) The vegan package. *Community Ecol Packag* 10:631–637
- Olden JD, Kennard MJ, Leprieur F et al (2010) Conservation biogeography of freshwater fishes: recent progress and future challenges. *Divers Distrib* 16:496–513
- Olden JD, Poff L, Bestgen KR (2006) Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado river basin. *Ecol Monogr* 76:25–40
- Olden JD, Poff NL, Douglas MR et al (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends Ecol Evol* 19:18–24
- Oporto LT (2008) Modificações em longo prazo na ictiofauna da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil. Maringá, 41 f. il. Dissertação (Mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) – Departamento de Biologia, Universidade Estadual de Maringá
- Ortega JCG, Júlio HF, Gomes LC et al (2015) Fish farming as the main driver of fish introductions in Neotropical reservoirs. *Hydrobiologia* 746:147–158
- Pereira LS, Agostinho AA, Delariva RL (2016) Effects of river damming in Neotropical piscivorous and omnivorous fish: feeding, body condition and abundances. *Neotrop Ichthyol* 14:267–278
- Rahel FJ (2000) Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshw Biol* 52:696–710
- Rahel FJ (2007) Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshw Biol* 52:696–710
- Rejmánek M (1999) Invasive plants and invulnerable ecosystems. In: Sandlund TO, Schei PJ VA (eds) *Invasive Species and Biodiversity Management*, Kluwer. pp 400–431
- Rodriguez JP (2001) Exotic species introductions into South America: an underestimated threat? *Biodivers Conserv* 10:1983–1996
- Rocha FC, Casatti L, Carvalho FR et al (2009) Fish assemblages in stream stretches occupied by cattail (*Typhaceae*, *Angiospermae*) stands in Southeast Brazil. *Neotrop Ichthyol* 7:241–250
- Roughgarden J (1974) Species packing and the competition function with illustrations from coral reef fish. *Theor Reserv Ecol its Appl* 5:163–186
- Ruesink JL (2005) Global analysis of factors affecting the outcome of freshwater fish introductions. *Conserv Biol* 19:1883–1893
- Sazima I, Pombal-Jr JP (1988) Mutilação de nadadeiras em acarás, *Geophagus brasiliensis*, por piranhas, *Serrasalmus spilopleura*. *Rev Bras Biol* 48:477–483
- Simberloff D (2009) The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Rev Ecol Evol Syst* 40:81–102
- Simberloff D, Rejmánek M (2011) *Encyclopedia of biological invasions*. California: University of California Press, p 765
- Souto AC, Vidotto-Magnoni AP, Brandão H, et al (2011) Actinopterygii, siluriformes, loricariidae, loricariichthys platymetopon isbrücker and nijssen, 1979: first record in reservoir of canoas II, middle paranapanema river, border of the states of são paulo and paraná, brazil. *Check List* 7:279–281
- Statsoft, Inc. Statistica, 2005 (data analysis software system), versio 7.1. In: www.statsoft.com
- Vitule JRS, Freire CA, Simberloff D (2009) Introduction of non-native freshwater fish can certainly be bad. *Fish Fish* 10:98–108
- Vitule JRS, Skóra F, Abilhoa V (2011) Homogenization of freshwater fish faunas after

- the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Divers Distrib* 18:111–120
- Vitule JRS, Skóra F, Abilhoa V (2012) Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Divers Distrib* 18:111–120
- Welcomme R. (1988) International introductions of inland aquatic species. In: <https://books.google.com.br/books?hl=ptBR&lr=&id=MY7s5exj5ewC&oi=fnd&pg=PA1&dq=International+introductions+of+inland+aquatic+species&ots=wj3OvGOETQ&sig=jYEpx4Kw3lSU40xgK0y86eyCDdY#v=onepage&q=International%20introductions%20of%20inland%20aquatic%20species&f=false>
- Wilson JRU (1992) *The Diversity of life*. Harvard University Press, p 424
- Wilson JRU, Dormontt EE, Prentis PJ et al (2009) Something in the way you move: Dispersal pathways affect invasion success. *Trends Ecol Evol* 24:136–144
- Winemiller KO (1989) Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan ilanos. *Environ Biol Fishes* 26:177–199
- Winemiller KO, Kelso-Winemiller LC (2003) Food habits of tilapiine cichlids of the Upper Zambezi River and floodplain during the descending phase of the hydrologic cycle. *J Fish Biol* 63:120–128
- Winemiller KO, McIntyre PB, Castello L et al (2016) Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. *Science* (80-) 351:128–129