



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

DANIEL ALVES DOS SANTOS

**A importância das escalas espaciais e temporais para a avaliação do
paradoxo da invasão**

Maringá
2016

DANIEL ALVES DOS SANTOS

**A importância das escalas espaciais e temporais para a avaliação do
paradoxo da invasão**

Tese 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 Doutor em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientador: Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes

Maringá
2016

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

S237i

Santos, Daniel Alves dos, 1983-

A importância das escalas espaciais e temporais para a avaliação do paradoxo da invasão / Daniel Alves dos Santos. -- Maringá, 2016.
55 f. : il. (algumas color.).

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2016.

Orientador: Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes.

1. Ecologia de rios - Espécies invasoras - Escalas espaço-temporal - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Paradoxo da invasão (Teoria) - Ambiente Neotropical. 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

DANIEL ALVES DOS SANTOS

A importância das escalas espaciais e temporais para a avaliação do paradoxo da invasão

Tese 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 Doutor em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

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

Prof. Dr. Rômulo Diego de Lima Behrend
Centro Universitário Cesumar (UniCesumar)

Prof. Dr. Hugo José Message
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Dr. Fábio Nascimento Oliveira Fogaça
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovado em: 29 de fevereiro de 2016.

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

Dedico esse trabalho à minha família, amigos,
docentes e funcionários do PEA-UEM. Um
grande Obrigado a todos!

AGRADECIMENTOS

A todos do Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, ao Nupélia (Núcleo de Pesquisas em Ictiologia, Aquicultura e Limnologia), em nome do qual agradeço a toda a infraestrutura que me foi disponibilizada para que este trabalho fosse realizado.

Aos docentes do Programa de Pós-Graduação PEA/UEM.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de doutorado e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado sanduíche.

Ao Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes, pela orientação, atenção e sugestões.

Ao Prof. Dr. David J. Hoeinghaus da University of North Texas pela parceria em discussões sobre o trabalho, e coorientação durante o doutorado sanduíche. E ao companheiro de laboratório Matheus Baumgartner pela parceria nas discussões finais.

A todos da banca examinadora por aceitar prontamente minha solicitação.

A todos os camaradas do Laboratório de Ecoestatística (conhecido carinhosamente por Laboratório da Pedra de Sal).

À minha família, sempre presente apesar da distância.

Por fim, à Stephanie Carvalho Borges pelo apoio, dedicação e muita paciência.

Adote o ritmo da natureza:
o segredo dela é a paciência.

Ralph Waldo Emerson

A importância das escalas espaciais e temporais para a avaliação do paradoxo da invasão

RESUMO

O paradoxo da invasão é composto de duas possibilidades: a primeira é a aceitação biótica, onde se encontra associação positiva entre espécies nativas e não nativas em amplas escalas espaciais, e pela resistência biótica, associação negativa frequentemente encontrada em menores escalas espaciais. O paradoxo também se baseia nos pressupostos de que ambientes com menor riqueza de espécies apresentam menor força contra o estabelecimento por espécies invasoras, e vice versa. Para testar o paradoxo, foram selecionadas três escalas espaciais diferentes quanto à sua abrangência geográfica, expostas aos mesmos fatores climáticos e à mesma dinâmica regional, monitorados por pesquisas ecológicas de longa duração. Os ambientes selecionados permitiram a análise do paradoxo da invasão em um gradiente espacial com enfoque em ambientes aquáticos Neotropicais. Não foi encontrado indícios de resistência biótica, dessa forma, foi constatada uma quebra de paradigma quanto à generalização do conceito do paradoxo em invasões biológicas. O paradoxo não foi confirmado devido à ausência de mudança no padrão das relações, ou seja, todas as relações entre espécies nativas e não nativas foram positivas, independentemente da escala espacial. Esse resultado se mostrou contrário ao esperado e conhecido em literatura, onde se pondera que aceitação biótica está relacionada com escalas mais amplas, enquanto resistência biótica está para menores. Devido a esse resultado, na sequência buscou-se integrar a utilização das características funcionais das espécies, porém, submetidos a uma análise em escala temporal. Porém, os padrões exibidos pelas medidas de riqueza funcional (FRic) representados pelos grupos de nativos e não nativos, apresentaram tendências similares em relação à escala temporal, e para a medida de diversidade funcional FD foi verificado que o distanciamento esperado entre os grupos (nativos e nativos/não nativos combinados) ao longo do tempo não foi evidente. Tanto as espécies nativas quanto não nativas, foram regidas por filtros ambientais e responderam de forma semelhante a variações regionais ao longo do tempo. Considerando o pressuposto de aceitação biótica encontrado para tal área, conclui-se que espécies não nativas se estabeleceram na região, principalmente devido às similaridades funcionais que apresentaram com espécies nativas.

Palavras-chave: Espécies não nativas. Teoria do paradoxo da invasão. Diversidade funcional.

The importance of spatial and temporal scales for the invasion paradox assessment

ABSTRACT

The invasion paradox consists of two possibilities: biotic acceptance, which is a positive association between native and nonnative species in large spatial scales, and the biotic resistance, negative association often found in smaller spatial scales. The paradox is also based on the assumptions that environments with lower species richness have lower resistance against establishment of invasive species, and vice versa. In order to test the paradox, three different spatial scales were selected because their geographical localization, exposed to the same climatic factors and the same regional dynamics, monitored by a long-term ecological research. The selected environments enabled the analysis of invasion paradox in a spatial gradient focusing on a Neotropical aquatic environment. There was no evidence of biotic resistance, so, we observed a paradigm shift regarding the generalization of the paradox concept in biological invasions. The paradox was not confirmed by the absence of alteration in the pattern of relations, *i.e.*, every relation between native and nonnative species were positive, regardless of the spatial scale. The result presented to be contrary to the expected and known in literature, where it argues that biotic acceptance is related to broader scales, while biotic resistance is to smaller ones. Due to this result, subsequently, we sought to integrate the use of the functional characteristics of the species, however, subjected to an assessment in a temporal scale. The patterns shown by functional richness measures (Fric) represented by groups of native and nonnative, showed similar tendencies in relation to the temporal scale, and for the functional diversity measurement (FD) was found that the distance expected between groups (native and native/nonnative combined) over time was not evident. Both groups of species (native and nonnative), were driven by environmental filters and responded similarly to regional variations over time. Considering the biotic acceptance assumption found for this area, we conclude that nonnative species already have established in the region, mainly due to functional similarities presented with native species.

Keywords: Nonnative species. Invasion paradox theory. Functional diversity.

Tese elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Ecology*. Disponível em: <<http://esapubs.org/esapubs/AuthorInstructions.htm>>.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	9
REFERÊNCIAS	11
2 ESCALAS ESPACIAIS E O PARADOXO DA INVASÃO: UM TESTE COM ASSEMBLEIAS DE PEIXES EM UMA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL	
2.1 INTRODUÇÃO.....	14
2.2 MÉTODOS.....	155
2.2.1 <i>Área de estudo</i>	16
2.2.2 <i>Coleta de dados</i>	16
2.2.3 <i>Análise de dados</i>	18
2.3 RESULTADOS.....	18
2.4 DISCUSSÃO	211
REFERÊNCIAS	24
3 ENSAIO SOBRE A DINÂMICA TEMPORAL DA RIQUEZA E DIVERSIDADE FUNCIONAL: ENTENDENDO O PROCESSO DE INVASÕES EM PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL	
3.1 INTRODUÇÃO.....	31
3.2 MÉTODOS.....	32
3.2.1 <i>Área de estudos</i>	32
3.2.2 <i>Coleta de dados</i>	33
3.2.3 <i>Análise dos dados</i>	34
3.3 RESULTADOS.....	35
3.4 DISCUSSÃO... ..	37
REFERÊNCIAS	40
4 CONSIDERAÇÕES FINAIS	44
REFERÊNCIAS	45
APÊNDICE 1 - Características funcionais das espécies nativas e não nativas.....	46
APÊNDICE 2 - Modificado de <i>Script software R</i>	52

1 INTRODUÇÃO GERAL

Na área de estudo das invasões biológicas, diversas teorias ainda carecem de testes observacionais aliados a abordagens experimentais, para que hipóteses sejam corroboradas ou refutadas com robustez (Catford et al. 2008). O paradoxo da invasão é um claro exemplo de teoria que ainda não alcançou um padrão generalizável a todos os tipos de ambientes, tampouco para todas as regiões continentais, apresentando uma notável lacuna para região Neotropical.

No contexto do paradoxo da invasão devem ser consideradas duas possibilidades: a primeira é a aceitação biótica, onde se encontra associação positiva entre espécies nativas e não nativas em amplas escalas espaciais. Enquanto que o resultado alternativo é conhecido como resistência biótica, ou seja, associação negativa frequentemente encontrada em menores escalas espaciais (Fridley et al. 2007). Também é necessário considerar que o paradoxo se baseia nos pressupostos de que ambientes com menor riqueza de espécies apresentam menor força contra o estabelecimento por espécies invasoras, e vice versa (Levine e D'Antonio 1999, Shea e Chesson 2002, Byers e Noonburg 2003, Fridley et al. 2004, Herben et al. 2004, Davies et al. 2005).

Entretanto, pesquisadores do campo de estudo do paradoxo da invasão ponderam que, em ambientes terrestres, existe uma tendência à mudança da comunidade em relação ao espaço geográfico, do qual quanto maior a região considerada, maior a possibilidade de uma aceitação biótica (Fridley et al. 2007). O contrário também se mostra verdadeiro, parcelas experimentais com poucos metros quadrados apresentariam maior possibilidade de resistência biótica (Case 1990, Knops et al. 1999, Levine 2000, Kennedy et al. 2002, Fitzgerald et al. 2015). Assim, percebe-se uma lacuna que consiste na falta de testes tanto para distintas escalas espaciais, quanto para ambientes aquáticos com alta diversidade, pois o processo de invasões biológicas nesses ambientes também se apresenta a passos largos, causando modificações na estrutura das comunidades nativas de forma acelerada.

Dessa forma, foram selecionadas três escalas espaciais diferentes quanto à sua abrangência geográfica, expostas aos mesmos fatores climáticos e à mesma dinâmica regional, monitorados por pesquisas ecológicas de longa duração para testar a hipótese do paradoxo da invasão. Os ambientes selecionados para o teste dessa hipótese são extremamente adequados e permitiram a análise do paradoxo da invasão em um gradiente espacial com enfoque em ambientes aquáticos Neotropicais.

Porém, após a conclusão da primeira etapa do trabalho, ficou evidente a importância (além da falta) de estudos em escala experimental para o paradoxo da invasão em ambientes aquáticos. Se pensarmos em um delineamento experimental utilizando-se da fauna de peixes para testar essa hipótese, seria extremamente difícil não considerar as características funcionais das espécies. Devemos considerar que existem espécies territorialistas, predadoras, migradoras (nativos e não nativos), que seguramente dificultarão a composição da assembleia que entraria em um cenário experimental.

Por esse motivo, na sequência buscou-se integrar a utilização das características funcionais das espécies, porém, submetidos a uma análise em escala temporal para esclarecer os resultados obtidos na primeira etapa, devido ao fato de que a hipótese fundamentada em literatura (resistência vs. aceitação biótica), cujo foco é em ambientes

terrestres, ter sido refutada para ambientes aquáticos. A abordagem do paradoxo da invasão com dados de diversidade funcional em análise temporal se apresenta como novidade científica, compondo outra vertente de análise, possivelmente servindo de apoio para conceitos consolidados como regras de montagem.

Como conclusão geral quanto ao paradoxo da invasão, análises espaciais de riqueza de espécies e análises temporais da diversidade funcional temos que dependendo do ambiente e da região considerada, a diversidade (tanto para riqueza de espécies, quanto para funcionalidade) não se apresenta como barreira à invasão. Em ambientes aquáticos, a dimensionalidade do espaço pode estar permitindo a entrada das espécies invasoras, além de que as alterações do meio, conseqüentemente, estariam modificando os efeitos de filtros ambientais e diminuindo a influencia de fatores limitantes, tanto no que se refere às características das espécies, quanto para a própria resistência promovida pela riqueza da fauna nativa.

REFERÊNCIAS

- Byers, J. E. and Noonburg E. G. 2003. Scale dependent effects of biotic resistance to biological invasion. *Ecology* **84**:1428-1433.
- Case, T. J. 1990. Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *PNAS*, **87**: 9610-9614.
- Catford, J. A., Jansson, R., & Nilsson, C. 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and distributions*, **15**: 22-40.
- Davies, K. E., P. Chesson, S. Harrison, B. D. Inouye, B. A. Melbourne, and K. J. Rice. 2005. Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native-exotic diversity relationship. *Ecology* **86**:1602-1610.
- Fitzgerald, D. B., Tobler, M., and Winemiller, K. O. 2015. From richer to poorer: successful invasion by freshwater fishes depends on species richness of donor and recipient basins. *Global Change Biology*.
- Fridley, J. D., R. L. Brown, and J. F. Bruno. 2004. Null models of exotic invasion and scale-dependent patterns of native and exotic species richness. *Ecology* **85**: 3215-3222.
- Fridley, J. D., Stachowicz, J. J., Naeem, S., Sax, D. F., Seabloom, E. W., Smith, M. D., Stohlgren, T. J., Tilman, D., & Von Holle, B. 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasion. *Ecology*, **88**: 3–17.
- Herben, T., B. Mandák, K. Bímová, and Z. Münzbergova. 2004. Invasibility and species richness of a community: a neutral model and a survey of published data. *Ecology* **85**: 3223-3233.
- Kennedy, T. A., S. Naeem, K. M. Howe, J. M. H. Knops, D. Tilman, and P. Reich. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* **417**:636–638.
- Knops, J. M. H., D. Tilman, N. M. Haddad, S. Naeem, C. E. Mitchell, J. Haarstad, M. E. Ritchie, K. M. Howe, P. B. Reich, E. Siemann, and J. Groth. 1999. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecological Letters* **2**:286–293.
- Levine, J. M., and C. M. D'Antonio. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* **87**: 15-26.
- Levine, J. M. 2000. Species diversity and biological invasions: relating local processes to community pattern. *Science* **288**: 761–763.
- Mouchet, M. A., Villegger, S., Mason, N. W., and Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* **24**: 867–876.
- Shea, K., and Chesson P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* **17**: 170-176.

2 ESCALAS ESPACIAIS E O PARADOXO DA INVASÃO: UM TESTE COM ASSEMBLEIAS DE PEIXES EM UMA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL.

RESUMO

O ‘paradoxo’ em ecologia da invasão é constituído de duas hipóteses contrastantes, representadas pela resistência e aceitação biótica. A resistência biótica determina que invasores enfrentariam maior resistência durante seu estabelecimento, quanto maior a diversidade nativa e menor a área. Entretanto, a hipótese de aceitação biótica tem enfoque na coexistência dessas populações em uma área de maior escala, devido às condições ótimas de *habitat*, tanto para espécies nativas, quanto para não nativas. Analisou-se, especificamente, se existe efeito de um gradiente de escalas espaciais na relação entre espécies nativas e não nativas, conjecturando uma aceitação biótica ou resistência biótica. O estudo foi realizado na planície alagável do alto rio Paraná, e abordou dados do ano 2000 até 2012. Sob tal circunstância, foi examinada a relação da riqueza de nativos e não nativos em um gradiente com três escalas espaciais: planície de inundação, rios que compõem a planície e lagos. Para cada escala, foram compiladas as riquezas de espécies nativas e não nativas das amostras, controladas pelos anos de amostragem e aplicadas regressões lineares, sendo que, uma inclinação negativa nas regressões indicariam resistência biótica, enquanto que uma inclinação positiva indicaria aceitação biótica. As análises foram desenvolvidas com os dados de presença e ausência das espécies para cada escala, considerando o número de nativas como variáveis explicativas e o número de não nativas como variável resposta. Todas as escalas resultaram em relações positivas, dando suporte pleno à teoria da aceitação biótica. Em macroescala (planície) obteve-se relação positiva ($R^2 = 0,42$; $p = 0,01$) como esperado, bem como em mesoescala (subsistema - $R^2 = 0,18$; $p = 0,004$), com um baixo coeficiente de determinação, resultado da distinção do meio físico entre os três rios analisados. Para microescala (locais de coleta), contrariando as expectativas de resistência em menor escala, a relação se manteve positiva ($R^2 = 0,40$; $p < 0,001$). Então, não foi encontrada resistência biótica entre as escalas espaciais em ambientes aquáticos, mesmo apresentando alta riqueza de espécies. As relações entre nativos e não nativos diferiu de padrões encontrados para comunidades vegetais, reiterando a importância de se avaliar distintos táxons em regiões ainda não estudadas, como ambientes tropicais, e se realmente existe uma escala adequada na qual a resistência biótica pode ocorrer para tais ambientes.

Palavras-chave: Espécies invasoras, relação positiva, ambiente aquático.

Spatial scales and the invasion paradox: a test using fish assemblages in a Neotropical floodplain.

ABSTRACT

The 'paradox' in invasion ecology consists of two contrasting hypotheses represented by biotic resistance and biotic acceptance. The biotic resistance suggests that invaders would face greater resistance during their establishment, the higher the native diversity and, smaller the area. The biotic acceptance hypothesis has focused on coexistence of these populations on a larger scale area due to *habitat* optimum conditions for both native species, and for nonnative. The present study analyzed specifically if there is an effect of spatial scales in the relationship between native and nonnative species, inferring a biotic acceptance or biotic resistance. The study was conducted in the Upper Paraná river floodplain, with data from 2000 until 2012. Under the circumstances, it was assessed the richness relationship of native-nonnative in three nested scales: floodplain, sub-basins and lakes. For each scale, were compiled the species richness of native and nonnative, controlled by years of sampling and applied linear regressions, with a negative slope in the regressions indicating biotic resistance, while a positive slope would indicate biotic acceptance. The analyses were performed with presence and absence data of species for each spatial scale, considering the number of natives as explanatory variables and the number of nonnative as the response variable. All scales resulted in positive correlations, giving complete support to biotic acceptance theory. On a broad scale (floodplain) we had positive correlation ($R^2 = 0.42$, $p = 0.010$) as expected, as well for meso scale (subsystem scale - $R^2 = 0.18$, $p = 0.004$), with a low correlation coefficient as a result of the distinct physical aspects of environment between the three sub-basins. And for fine scale (local), contrary to the expectations of resistance on a smaller scale, the native-nonnative relationship remained positive ($R^2 = 0.40$, $p < 0.001$). Summing up, we did not find biotic resistance between the spatial scales, suggesting that even in an environment with high diversity, it is possible to find biotic acceptance. So, the native-nonnative relationships differed from patterns found in plant communities, reiterating the importance of evaluating distinct taxa in areas still not studied, such as tropical environments and if it really has an appropriate scale in which the biotic resistance can occur for such environments.

Keywords: Non-native species, native non-native relationship, freshwater environment.

2.1 INTRODUÇÃO

Grande parte dos conceitos relacionados com a biologia de invasões tem suas origens na perspicácia de naturalistas que observaram a presença de espécies conhecidas de outras localidades, em locais onde não havia registros históricos das mesmas, e que passaram a existir tanto pela dinâmica biogeográfica natural, quanto pela iniciativa humana (Chew 2011). Mesmo com sua longa história e rápido desenvolvimento nas últimas décadas, a ecologia da invasão continua a ser um campo controverso da pesquisa científica (Sagoff 2009, Davis 2009, Valéry 2013, Simberloff e Vitule 2014).

Parte dessa controvérsia pode ser atribuída à falta de padrões generalizáveis em comunidades de diferentes tipos de ecossistemas. Por exemplo, os primeiros estudos apresentavam uma tendência a se concentrar em sistemas terrestres, principalmente abordando interações entre plantas (Lonsdale 1999, Bruno 2004, Levine 2004, Lowry 2013). Porém, em se tratando de estudos de comunidades aquáticas, ainda nota-se uma baixa representação em literatura científica (Ricciardi e MacIsaac 2011).

Na busca para se estabelecer um padrão global de invasões para peixes de água doce (bacias hidrográficas como unidades de escala espacial), foi desenvolvido um estudo com um amplo conjunto de dados a fim de produzir um mapa de ‘hotspots’ de invasões por peixes (Leprieur et al. 2008). Posteriormente, uma abordagem biogeográfica foi acrescida com enfoque em uma avaliação de contexto histórico da atividade humana, apresentado por Blanchet et al. (2009). Apesar de haver testes aplicados em nível global, grande parte das teorias e hipóteses em ecologia da invasão derivam, principalmente, de pesquisas que abrangem comunidades localizadas em regiões temperadas, acarretando em uma lacuna considerável para estudos de comunidades tropicais (Fridley et al. 2007), cuja inclusão é essencial para proporcionar uma base sólida para conceitos gerais de invasão.

Um ponto a ser relevado dessa controvérsia está na relação entre a riqueza de espécies nativas e não nativas. Existe uma vasta literatura que relata sobre esse tema, referidas de diversas formas como, por exemplo: relações entre nativos-alienígenas (*native-alien relationships* = NAR; Herben et al. 2004), relações entre riquezas de nativos-exóticos (*native-exotic richness relationships* = NERRs; Brooks et al. 2013), ou simplesmente, riqueza de espécies não nativas (*non-native species richness* = NNSR; Blanchet et al. 2009) e espécies invasoras alienígenas (*invasive alien species* = IAS; Meyerson e Mooney 2007). Essas relações entre riquezas de espécies sustentam o conceito do paradoxo da invasão (Sax e Brown 2000), composto por duas vertentes respostas distintas: resistência e aceitação biótica, onde ambas dependem da escala espacial e da riqueza de espécies nativas. A relação entre a riqueza de espécies nativas e não nativas tende a ser negativa quanto maior a riqueza de espécies nativas e menor a escala espacial (escala experimental), o que caracteriza o conceito de resistência biótica e positiva para escalas mais amplas, característica inerente ao conceito de aceitação biótica (Shea e Chesson 2002; Levine et al. 2004; Davies et al. 2005, Fridley et al. 2007; Alofs e Fowler 2013).

De acordo com a hipótese de resistência biótica, quanto maior a diversidade presente em uma comunidade, mais resistente esta será contra espécies invasoras (Elton 1958, Grime 1973, Case 1990, Levine e D’Antonio 1999, Mack et al. 2000, Shea e Chesson 2002, Levine et al. 2004, Fridley et al. 2007). Por outro lado, a hipótese da aceitação biótica reconhece a importância das condições de *habitats* ideais para fins de

explicar a presença e abundância de espécies nativas, bem como o estabelecimento de não nativas e, conseqüentemente, a coexistência das populações (Stohlgren 2006). Isto é, se o ambiente é adequado para sustentar uma grande diversidade de espécies nativas, também o será para o estabelecimento de um grande número de espécies não nativas (Huenneke et al. 1990, Burke e Grime 1996, Naeem et al. 2000, Sax 2002, e Stohlgren et al. 2003).

É evidente na literatura científica o reconhecimento da importância de escalas espaciais, devido à dependência delas para estudos ecológicos, considerando sua grande influência na dinâmica das comunidades para os mais diversos ambientes (Wiens 1989, Levin 1992, Blackburn e Gaston 2002, Rahbek 2005). Além disso, a utilização de ferramentas que se utilizam da estrutura dessas comunidades biológicas (*biological framework*) para avaliações ecológicas são considerados avanços concebidos para a área da biologia da invasão (Shea e Chesson 2002).

Tendências existentes em estudos de sistemas naturais refletem que as contribuições atuais (de extrema importância para o entendimento do paradoxo da invasão resistência/aceitação) apresentam foco principal em comunidades de plantas de clima temperado, e padecem de uma maior demanda de estudos em sistemas aquáticos Neotropicais. A planície de inundação do alto rio Paraná serve precisamente como modelo para aplicação do conceito paradoxo da invasão, devido à sua abrangência espacial, apresentando ambientes heterogêneos geograficamente, porém, submetidos a um mesmo regime climático regional.

Então, nesse trabalho foi investigado se existe influência de escalas espaciais nas relações entre riqueza de espécies nativas e não nativas de peixes em uma planície de inundação Neotropical. Foi analisado, especificamente, se existe alteração de uma relação que ofereça suporte para a aceitação biótica em escalas espaciais mais amplas, para uma relação que dê suporte para a resistência biótica, para menores escalas espaciais. Para isso, foram avaliadas as relações em um contexto hierárquico de escala espacial (denominado a partir daqui de: macroescala para planície de inundação do alto rio Paraná, mesoescala para os subsistemas Baía, Ivinhema e Paraná e, microescala para os locais amostrados constituídos de rios e lagos). Foi atribuído como resultado esperado, uma relação positiva para macroescala (aceitação biótica) e uma relação negativa para microescala (resistência biótica).

2.2 MÉTODOS

O processo de invasão na área de estudo ocorreu por mecanismos distintos, com a contribuição principal da supressão de uma barreira natural. Além desse evento, houve escapes oriundos de estações de piscicultura, repovoamento para manutenção de estoques pesqueiros, adição de espécies com intuito de recreação (pesca esportiva), soltura de indivíduos utilizados como isca viva e soltura advinda do comércio de espécies para aquarofilia. Todos esses fatores contribuíram com a distribuição e, facilitaram a dispersão das espécies de peixes invasores por toda região do alto rio Paraná (Orsi e Agostinho 1999; Langeani et al. 2007; Julio Jr et al. 2009).

2.2.1 Área de estudo

O estudo foi conduzido na planície de inundação do alto Rio Paraná, localizado no sudeste da América do Sul, na Bacia de La Plata, abrangendo parte dos estados do Paraná e Mato Grosso do Sul, região sul do Brasil. Este trecho (aproximadamente 230 km) é o remanescente lótico que não apresenta barramentos ao longo de toda extensão do rio Paraná, e se localiza entre a barragem do reservatório Engenheiro Sergio Motta (à montante) e a parte superior do reservatório de Itaipu, a jusante. Este último trecho sem barragens do rio Paraná dá suporte a uma planície de inundação na margem direita, o que permite que o estudo de distintas escalas espaciais dentro desse contexto geográfico seja pertinente devido às mesmas influências climáticas e antropogênicas. Ainda, a planície apresenta uma grande heterogeneidade de *habitats*, a citar (rios (RIV), lagos conectados (CC) e lagos não conectados (NCC) ao respectivo rio adjacente) o que propicia a coexistência de uma grande diversidade de organismos aquáticos e terrestres (Agostinho et al. 2004).

O reservatório de Itaipu localizado no canal principal do rio Paraná, apresentava uma barreira natural que servia como um mecanismo de isolamento entre as ecorregiões aquáticas entre o alto e baixo rio Paraná, com exceção de algumas grandes espécies migratórias que conseguiam transpor essa barreira (Agostinho et al. 2007, Julio Jr. 2009). A barreira atuava como um filtro ecológico para as duas províncias ictiofaunísticas (Bonetto 1986). Porém, durante a formação do reservatório de Itaipu em 1983, houve um mega evento de invasão na região que foi registrado quando um grande número de espécies atingiu o trecho do alto rio Paraná pela eliminação do Salto de Sete Quedas ou Salto Guaíra, que atualmente, se encontra submerso.

2.2.2 Coleta de dados

A base de dados foi originada de um programa de monitoramento de fauna de longo prazo, com coletas realizadas pelo Nupélia (Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura) vinculado à UEM (Universidade Estadual de Maringá), por projetos financiados pelo programa PELD (Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração). A região do Sítio 6, que inclui parte da bacia do rio Paraná, foi avaliada trimestralmente entre os anos de 2000 e 2012. Foram considerados, para o estudo, nove estações de amostragem distribuídas ao longo da planície, a fim de incluir a variedade de *habitats* existentes e incluir os três subsistemas e seus respectivos rios principais (Fig. 1).

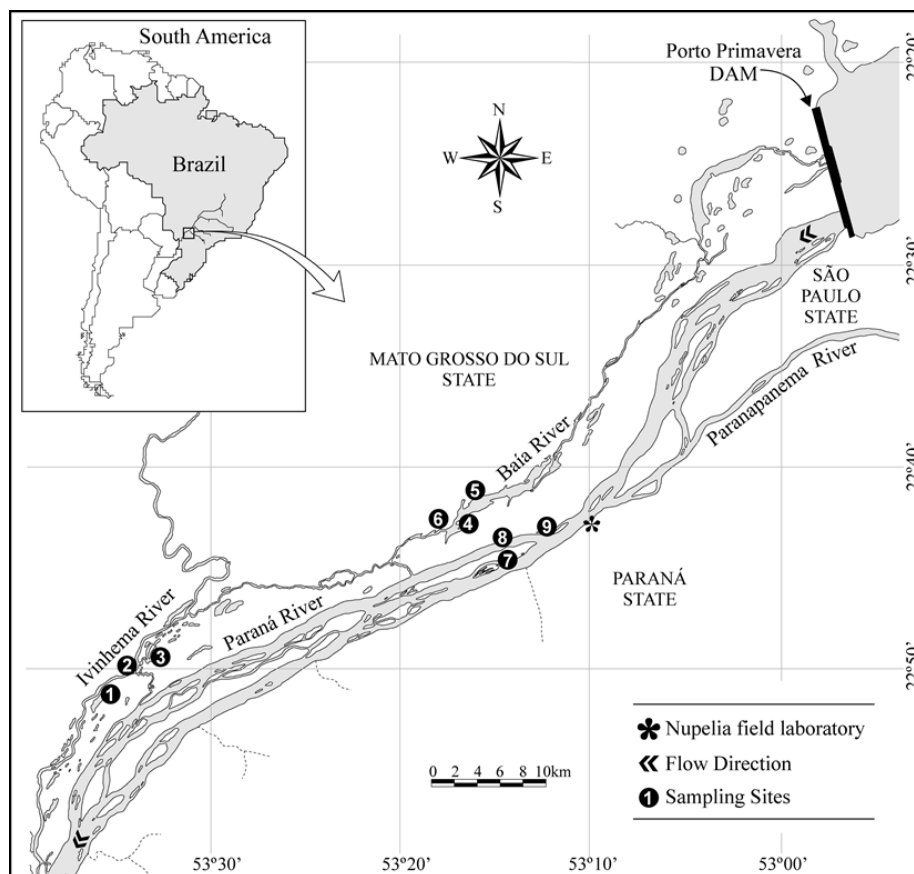


Fig. 1. Mapa da região de estudo, demonstrando toda a planície de inundação (macroescala) na margem direita do rio Paraná, evidenciando ainda os rios componentes da planície (mesoescala) e os locais estudados (microescala). Locais amostrados na planície de inundação do alto rio Paraná. 1 – Lagoa Ventura, 2 – Rio Ivinhema e 3 – Lagoa dos Patos localizados no subsistema rio Ivinhema; 4 – Lagoa Fechada; 5 – Rio Baía e 6 – Lagoa do Guaraná no subsistema rio Baía; 7 - Ressaco do Pau Veio, 8 – Rio Paraná e 9 – Lagoa das Garças no subsistema rio Paraná. (1 e 4 são NCC; 3, 6, 7 e 9 são CC; 2, 4 e 8 são RIV).

As espécies foram categorizadas como nativas e não nativas de acordo com os registros históricos de suas distribuições geográficas, apesar de ainda haver algumas lacunas sobre suas localizações originais, bem como dúvidas quanto aos seus *status* taxonômico. Dessa forma, foi considerado o *status* de nativa a espécie que possui registro de ocorrência histórica na região e, *status* de não nativa (independente do tipo de introdução) se foram encontrados fora de suas áreas de distribuição (ou ocorrências históricas), considerando ainda que esta se apresente estabelecida na região (*sensu* Blackburn et al. 2011). Todas as informações sobre as espécies foram descritas com base em literatura especializada (Graça e Pavanelli 2007; Langeani et al. 2007; Julio Jr. et al. 2009, sites como Fishbase (Froese e Pauly 2014)). Todas as espécies levantadas possuem nome científico válido (The California Academy of Science (Eschmeyer 2014)), exceto para os híbridos, como por exemplo, dos gêneros *Pseudoplatystoma* (*Pseudoplatystoma corruscans* e *Pseudoplatystoma fasciatus*). O grupo *Hoplias* também se apresentou complexo para ser definido, uma vez que ainda estão em fase de descrição taxonômica. As duas situações descritas acima foram encontradas em nossos registros, por isso a atenção especial foi aplicada.

2.2.3 Análise dos dados

Testamos a hipótese utilizando análises de regressão linear com os dados de presença e ausência das espécies, em diferentes escalas espaciais, considerando a riqueza de espécies nativas como variável explanatória e a riqueza de não nativas como variável resposta, para cada escala espacial determinada. Foram obtidos os coeficientes de determinação, os valores de significância e os valores do intercepto (α) para cada relação. De acordo com as curvas resultantes das regressões lineares, inclinações negativas indicariam resistência biótica, enquanto que inclinações positivas indicariam aceitação biótica.

O contexto hierárquico das escalas espaciais originou-se de categorizações de tamanho na região da planície, com o objetivo de estreitar as relações entre comunidades, desde uma escala mais ampla até a menor escala, abordando a planície de inundação como macroescala, os subsistemas representados pelos rios principais da região (Baía, Ivinhema e Paraná) como mesoescala e, os ambientes lóticos e lagos (unidade amostral) como microescala.

A região da planície de inundação apresenta a particularidade de seu regime hidrológico cíclico, sendo que periodicamente acontecem eventos de cheias (pulsos de inundação), que atuam como um reiniciador do sistema (*'reset'*), ou seja, desconfigurando a estrutura da comunidade, e atuando de forma a manter a independência dos dados em escala temporal (ver hipótese do distúrbio intermediário em Connell, 1978).

Com a finalidade de investigar se houve qualquer influência na tendência dos modelos lineares e revelar possíveis diferenças entre os subsistemas em mesoescala (provavelmente devido às características físico-químicas que confere uma heterogeneidade entre os mesmos), foi aplicada uma análise de covariância (ANCOVA), utilizando-se da co-variável tempo. Em nível de microescala, foram desenvolvidas as relações em separado para cada unidade de mesoescala, com intuito de analisar se houve viés nos modelos lineares devido aos diferentes tipos de ambientes considerados nas amostragens (rios, lagoas conectadas e lagoas não conectadas). Todas as análises foram realizadas com o programa R v. 3.0.1 (R Core Team 2014).

2.3 RESULTADOS

Nesse estudo foram identificadas 78 espécies nativas e 55 espécies não nativas, considerando o período de 12 anos e todos os locais amostrados. O elevado número de espécies não nativas apresentado se deu, notavelmente, devido às 37 espécies originárias do baixo rio Paraná.

Inicialmente, foram utilizados os dados de riqueza de espécies nativas e não nativas em macroescala, e obteve-se uma relação positiva ($R^2 = 0,42$; $p = 0,010$; $\alpha = -4,09$), como esperado para uma avaliação em escala espacial mais ampla. Em mesoescala a relação entre riqueza de espécies nativas e não nativas de peixes também apresentou relação positiva ($R^2 = 0,18$; $p = 0,004$; $\alpha = 6,17$), com um baixo coeficiente de determinação, resultado condizente com as características ambientais altamente distintas entre as três mesoescalas analisadas. Para a avaliação em microescala, a relação também foi positiva ($R^2 = 0,40$, $p < 0,001$, $\alpha = 1,87$), representando uma

aparente coexistência positiva de espécies nativas e não nativas na mesma unidade espacial (local de amostragem).

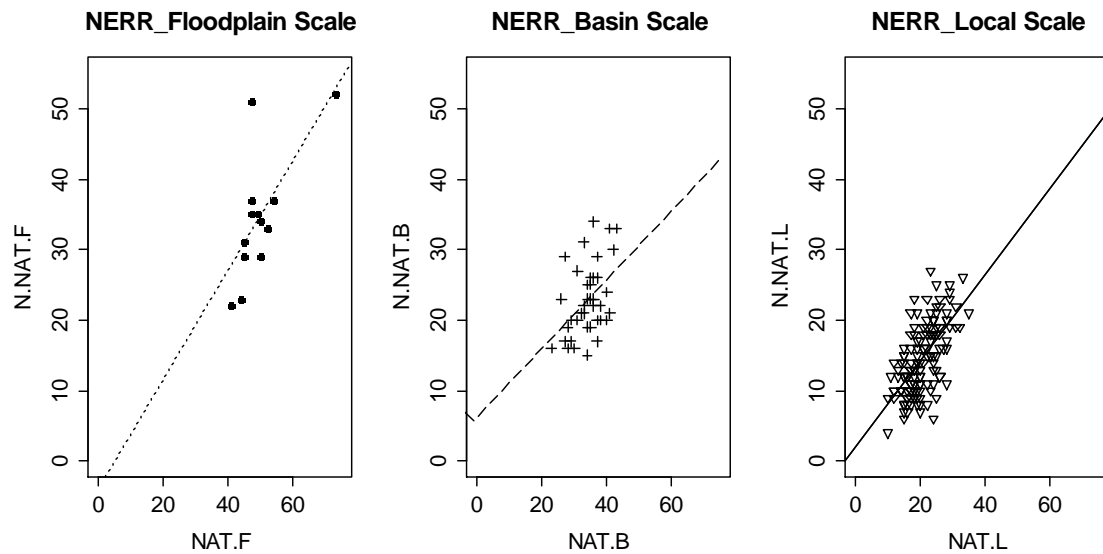


Fig. 2. Regressões lineares entre a riqueza de espécies nativas e não nativas para A) macroescala, planície B) mesoescala, sistemas e C) microescala, unidade amostral que compreendem os lagos e rios.

Considerando especificamente o conjunto de dados de mesoescala, as relações entre riqueza de espécies nativas e não nativas também apresentaram relações positivas. O subsistema rio Baía ($R^2 = 0,43$, $p < 0,001$, $\alpha = 1,36$) e as relações apresentadas pelo subsistema rio Ivinhema ($R^2 = 0,65$, $p < 0,001$, $\alpha = -0,87$) apresentaram um padrão semelhante de distribuição de dados, porém, o subsistema rio Baía apresentou maior aceitação biótica. Também houve relação positiva para o subsistema rio Paraná ($R^2 = 0,09$, $p = 0,033$, $\alpha = 6,18$), porém, nota-se um coeficiente de determinação muito baixo, provavelmente devido aos fatores limnológicos diferenciados desse subsistema. O subsistema Paraná resultou em um modelo distinto dos demais, não atingindo então o pressuposto de paralelismo, essencial para a aplicação de uma ANCOVA para os dados de mesoescala (Fig. 3). Porém a tendência esperada para mesoescala se manteve para todos os subsistemas.

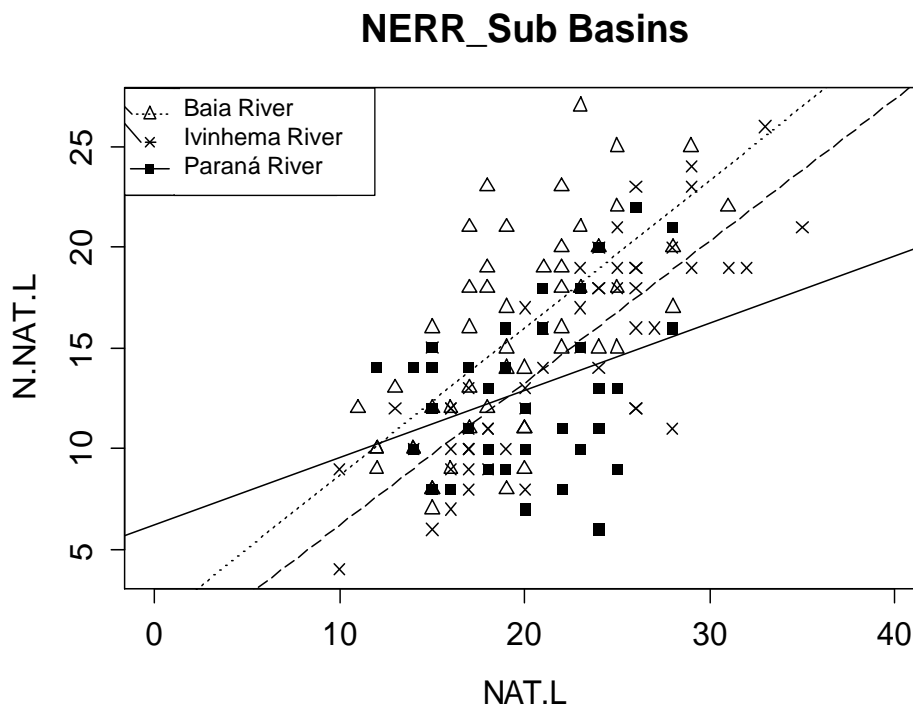


Fig. 3. Relações entre espécies de peixes nativos e não nativos com enfoque na mesoescala, evidenciando as diferenças entre os subsistemas rio Baía, rio Ivinhema e rio Paraná.

Evidenciando as unidades de microescala, as relações continuaram positivas, apesar das evidências de heterogeneidade de ambientes que a planície de inundação inclui (Fig. 4). Vale ressaltar que o subsistema rio Paraná foi o único que apresentou apenas rio (RIV) e lagos conectados (CC) como locais amostrados, sem a presença de lagos não conectados (NCC).

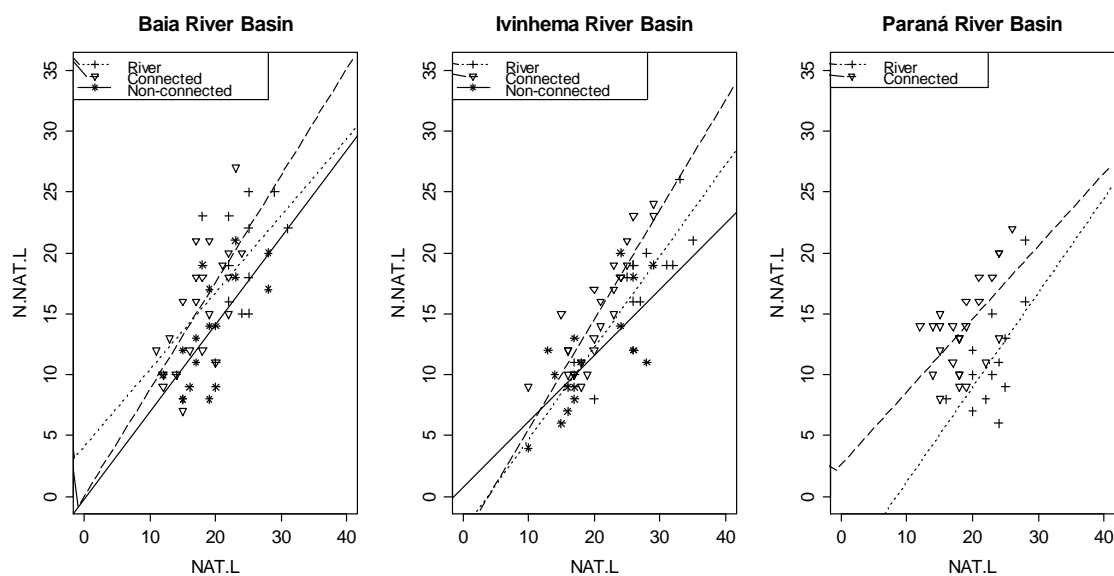


Fig. 4. Relações entre espécies de peixes nativos e não nativos com enfoque para a microescala, para cada subsistema em separado, com a representação dos tipos de *habitats* encontrados na planície, onde encontra-se: rios, lagos conectados e lagos não-conectados.

2.4 DISCUSSÃO

Não houve indícios de resistência biótica, ainda, foi constatada uma quebra de paradigma quanto à generalização do conceito do paradoxo em invasões biológicas. Para a abordagem observacional utilizada, o paradoxo não se confirmou devido à ausência de mudança no padrão das relações, além de que os resultados demonstraram consistentemente que todas as relações entre espécies nativas e não nativas foram positivas, independentemente da escala espacial. Esse resultado se mostrou contrário ao esperado e conhecido em literatura, onde se pondera que aceitação biótica está relacionada com escalas mais amplas, enquanto resistência biótica está para menores escalas (Levine, 2000; Davies, 2005). Apesar da alta diversidade encontrada na planície de inundação do alto rio Paraná, os resultados obtidos demonstraram que as comunidades locais não são, necessariamente, uma barreira contra o estabelecimento de espécies não nativas, como Kennedy et al. (2002) havia proposto para outras localidades.

Relativo à macroescala foi encontrado um grande número de espécies nativas e não nativas desde o início das avaliações em escala temporal, o que significa que as espécies não nativas estão estabelecidas na região e se encontram dispersas pelos diferentes locais. Fato esse proporcionado, provavelmente, devido à heterogeneidade de ambientes que compõem toda a planície de inundação. Tanto para mesoescala quanto para microescala, não foi possível notar qualquer sinal de resistência biótica por parte das espécies nativas. Esse resultado está de acordo com Stohlgren (2006), o qual propôs (utilizando-se de comunidade vegetal) que os sistemas naturais tendem a apoiar o estabelecimento e consequente coexistência de espécies introduzidas, a despeito da biodiversidade de espécies nativas.

Assim, com a predominância da vertente aceitação biótica para todas as escalas da planície de inundação do alto rio Paraná, é necessário reiterar que, se os ambientes se apresentam favoráveis às espécies nativas, consequentemente, também o será para não nativas. Esse contexto é evidenciado quando da análise das diferenças entre as unidades representantes da mesoescala, o qual permite evidenciar uma ligeira diferença apresentada pelo sistema regido pelo rio Paraná.

O subsistema rio Paraná apresentou maior valor do intercepto e menor inclinação da reta, o que indica uma aparente atenuação da aceitação biótica, devido à influência das características ambientais causados pela barragem subjacente (Barragem Engenheiro Sergio Motta), que afeta diretamente esse subsistema e as comunidades ali presentes. A explicação para essa inferência não se encontra de acordo com resultados da literatura, onde ambientes alterados facilitariam o estabelecimento de espécies invasoras. Como exemplo, Havel et al. (2005) propôs que reservatórios, caracterizados por *habitats* homogêneos, poderiam facilitar a dispersão de espécies invasoras, servindo como trampolins ecológicos. Porém, nosso estudo demonstra que as características desse ambiente (alterado por barragem) podem contribuir com um aumento da competição por recursos com as espécies nativas (bem como, a seleção de características funcionais específicas), e assim, limitar o sucesso no estabelecimento de não nativos nessa localidade. Apesar da associação positiva existente na literatura entre represamentos e invasões (Kolar e Lodge 2000), bem como, a ideia de "hubs" definida por Johnson (2008) que considera os reservatórios como dispositivos que interligam

ambientes e permite a propagação da comunidade aquática invasora, nosso estudo apresentou uma situação diferenciada onde o barramento não influenciou de maneira a facilitar a entrada de não nativos.

Há de se considerar que na região de estudo houve um mega evento de invasão, que contribuiu efetivamente com o aumento das espécies não nativas. Isso se deu quando da criação do reservatório de Itaipu que submergiu completamente uma barreira natural e permitiu que as espécies não nativas fossem transplantadas e se distribuíssem por todos os subsistemas da planície. Como descrito por Hoeinghaus et al. (2009), houve modificação na estrutura da comunidade após o represamento, e ainda assim, após mais de 30 anos de sua criação, os ambientes invadidos ainda apresentam características condizentes à vertente de aceitação biótica.

O padrão apresentado pelas relações positivas demonstraram que o efeito espacial pode não ser o fator mais relevante nas comunidades compostas por organismos móveis, pois estes se aproveitam da conectividade esporádica entre *habitats* e se dispersam para outros ambientes com condições mais favoráveis. Considerando comunidades de vertebrados aquáticos, é necessária a criação de advertências quanto a certas hipóteses, uma vez que tal ambiente se apresenta cientificamente pouco explorado, se comparado com ecologia da invasão no campo dos organismos fixos como plantas (Levine 2004, Lowry 2014).

Dessa forma, a importância das escalas espaciais parece ser mais aplicada para as comunidades em que o espaço disponível é um recurso fundamental para a reprodução e sobrevivência, principalmente quando se trata de comunidades de invertebrados marinhos (Buss e Jackson 1979; Stachowicz 2002), bem como, de ambientes terrestres (Case 1990; Knops et al. 1999; Levine 2000; Kennedy et al. 2002). Em uma comunidade de peixes Neotropicais, o espaço não se apresentou como fator limitante, o que demonstra interferências regionais nas características ambientais e os distúrbios naturais referentes à dinâmica regional, afetam a comunidade de forma mais intensa.

Esse resultado faz com que não seja possível determinar que relações negativas entre a riqueza de espécies nativas e não nativas, frequentemente relatadas, sejam generalizadas. O que levanta a questão de quais fatores poderia impulsionar esse efeito contrário aqui encontrado. Alguns fatores a serem considerados em estudos futuros em ecologia da invasão, especificamente em paradoxo da invasão em ambientes aquáticos são: (i) extensão espacial; ii) heterogeneidade de *habitats* em escalas mais amplas; (iii) perturbação do *habitat*; e (iv) aumento da pressão de propágulos.

Em suma, a ausência de tendência entre aceitação e resistência biótica considerando as relações entre a riqueza de espécies aquáticas nativas e não nativas em escala espacial, implica que bacias hidrográficas com alta riqueza de espécies e suas unidades locais, aparentemente suportam mais espécies não nativas do que o esperado. Isso não significa que a introdução de espécies deva ser incentivada, visto que poderia ser considerada a existência de nichos vazios (MacArthur, 1970; Catford, 2011). O que é importante ser relevado é que a introdução de espécies é preocupante, e que o conceito proposto por Stohlgren et al. (2003) que preconiza o benefício da introdução de espécies, o qual locais invadidos ficariam mais ricos em espécies com espécies introduzidas (*'the rich get richer'*) não deve ser tomado como regra. Dessa forma, para a planície de inundação do alto Paraná, a aceitação biótica não é um resultado

interessante, pois já existem relatos de que certas espécies introduzidas, como *Cichla kelberi*, são capazes de causar grandes danos à fauna nativa de peixes (Pelicice et al. 2009, Orsi e Britton, 2014).

REFERÊNCIAS

Agostinho, A. A., L. M. Bini, L. C. Gomes, H. F. Júlio Jr., C. S. Pavanelli, and C. S. Agostinho. 2004. Fish assemblages. Pages 223–246 in S. M. Thomaz, A. A. Agostinho, and N. S. Hahn, editors. *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.

Agostinho, A.A., Gomes, L.C. and Pelicice, F.M. 2007. *Ecologia e Manejo dos Recursos Pesqueiros em Reservatórios do Brasil*. Eduem, Maringá.

Alofs, K. M., and N. L. Fowler. 2013. Loss of native herbaceous species due to woody plant encroachment facilitates the establishment of an invasive grass. *Ecology* **94**:751–60.

Blackburn, T. M., and Gaston, K. J. 2002. Scale in macroecology. *Global Ecology and Biogeography* **11**:185-189.

Blackburn, T.M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J.T., Duncan, R.P., Jarošík, V., Richardson, D.M. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **26**: 333-339.

Blanchet, S., Leprieur, F., Beauchard, O., Staes, J., Oberdorff, T., and Brosse, S. 2009. Broad-scale determinants of non-native fish species richness are context-dependent. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **276**: 2385-2394.

Brooks, W. R., Lockwood, J. L., and Jordan, R. C. 2013. Tropical paradox: a multi-scale analysis of the invasion paradox within Miami Rock Ridge tropical hardwood hammocks. *Biological invasions*, **15**: 921-930.

Bruno, J. F., C. W. Kennedy, T. A. Rand, and M. B. Grant. 2004. Landscape-scale patterns of biological invasions in shoreline plant communities. *Oikos* **107**: 531–540.

Burke, M. J. W., and J. P. Grime. 1996. An experimental study of plant community invisibility. *Ecology*, **77**: 776 – 790.

Case, T. J. 1990. Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **87**: 9610–9614.

Chew M. K. 2011. Invasion biology: historical precedents. Pages 369–375 in *Encyclopedia of biological invasions*, Simberloff D, Rejmánek M (eds). University of California Press, Berkeley.

Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, **199**: 1302–1210.

Davies, K. F., Chesson, P., Harrison, S., Inouye, B. D., Melbourne, B. A., and Rice, K. J. 2005. Spatial heterogeneity explains the scale dependence of the native-exotic diversity relationship. *Ecology*, **86**: 1602-1610.

Davis, M. A. 2009. *Invasion biology*. Oxford Univ. Press. Chapter 12, Page 191.

- Elton C. S. 1958. The ecology of invasions by animals and plants. – Methuen, London.
- Eschmeyer, W. N. (ed). CAS – California Academy of Sciences – Fishes Catalogue. Catalog of Fishes: Genera, Species, References. (<http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>).
Electronic versão acessada em MARÇO/2014.
- Fridley, J. D., Stachowicz, J. J., Naeem, S., Sax, D. F., Seabloom, E. W., Smith, M. D., and Holle, B. V. 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology*, **88**: 3-17.
- Froese, R. and Pauly, D. 2011. FishBase: World Wide Web electronic publication. Version (01/2010). Available at: <http://www.fishbase.org>. (acessado em Março de 2014).
- Graça, W. J. & C. S. Pavanelli 2007. Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. *Maringá, Eduem*, 241p.
- Grime, J. P. 1973. Control of species density in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management* **1**:151–167.
- Havel, J. E., Lee, C. E., & Vander Zanden, J. M. 2005. Do reservoirs facilitate invasions into landscapes? *BioScience*, **55**: 518-525.
- Herben, T., Mandák, B., Bímová, K., and Münzbergová, Z. 2004. Invasibility and species richness of a community: a neutral model and a survey of published data. *Ecology* **85**: 3223-3233.
- Hoeinghaus, D. J., Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Pelicice, F. M., Okada, E. K., Latini, J. D., and Winemiller, K. O. 2009. Effects of river impoundment on ecosystem services of large tropical rivers: embodied energy and market value of artisanal fisheries. *Conservation Biology*, **23**: 1222-1231.
- Huenneke, L. F., Hamburg, S. P., Koide, R., Mooney, H. A., & Vitousek, P. M. 1990. Effects of soil resources on plant invasion and community structure in Californian serpentine grassland. *Ecology*, **71**: 478-491.
- Huston, M. A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* **113**: 81-102.
- Huston M. A. 2004. Management strategies for plant invasions: manipulating productivity, disturbance, and competition. *Diversity and Distributions*, **10**: 167–178.
- Jeschke, J. M. & Strayer, D. L. 2005. Invasion success of vertebrates in Europe and North America. *Proceedings of the National. Academy of Sciences*, **102**: 7198–7202.
- Johnson, P. T., Olden, J. D., & Vander Zanden, M. J. 2008. Dam invaders: impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **6**: 357-363.

- Julio Jr., H. F., Dei Tós, C., Agostinho, A. A. & Pavanelli, C. S. 2009. A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the Upper rio Paraná basin. *Neotropical Ichthyology*, **7**: 709-718.
- Kennedy, T. A., Naeem, S., Howe, K. M., Knops, J. M., Tilman, D., & Reich, P. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*, **417**: 636-638.
- Knight, K. S., & Reich, P. B. 2005. Opposite relationships between invasibility and native species richness at patch versus landscape scales. *Oikos*, **109**: 81-88.
- Knops, J. M. H., D. Tilman, N. M. Haddad, S. Naeem, C. E. Mitchell, J. Haarstad, M. E. Ritchie, K. M. Howe, P. B. Reich, E. Siemann, and J. Groth. 1999. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecological Letters*, **2**: 286-293.
- Langeani, F., Corrêa and Castro, R.M., Oyakawa, O.T. et al. 2007. Diversidade da ictiofauna do alto rio Paraná: composição atual e perspectivas futuras. *Biota Neotropica* **7**: 181-197.
- Leprieur, F., Beauchard, O., Blanchet, S., Oberdorff, T., and Brosse, S. 2008. Fish invasions in the world's river systems: when natural processes are blurred by human activities. *PLoS Biology*, **6**: 28.
- Levin, S. A. 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology* **73**: 1943–1967.
- Levine, J.M. & D'Antonio, C.M. 1999. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, **87**: 15–26.
- Levine, J. M. 2000. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. *Science*, **288**: 852-854.
- Levine J.M., Adler P.B., & Yelenik S.G. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters*, **7**:975–989.
- Lonsdale, W. M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, **80**: 1522–1536.
- Lockwood, J. L., Cassey, P., and Blackburn, T. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**: 223-228.
- Lockwood, J.L., Hoopes, M.F., Marchetti, M.P. 2007. *Invasion Ecology*. Oxford: Blackwell Publishing. 304 pp.
- Lowry, E., Rollinson, E. J., Laybourn, A. J., Scott, T. E., Aiello-Lammens, M. E., Gray, S. M., & Gurevitch, J. 2013. Biological invasions: a field synopsis, systematic review, and database of the literature. *Ecology and Evolution*, **3**: 182-196.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., and Bazzaz, F. A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological applications*, **10**: 689-710.

- Melbourne, B.A., Cornell, H.V., Davies, K.F., Dugaw, C.J., Elmendorf, S., Freestone, A.L., Hall, R.J., Harrison, S., Hastings, A., Holland, M., Holyoak, M., Lambrinos, J., Moore, K. & Yokomizo, H. 2007 Invasion in a heterogeneous world: resistance, coexistence or hostile takeover? *Ecology Letters*, **10**: 77–94.
- Meyerson, L. A. & Mooney, H. A. 2007 Invasive alien species in an era of globalization. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **5**: 199–208.
- Naeem, S., Knops, J. M.H., Tilman, D., et al. 2000. Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* **91**: 97–108.
- Orsi, M. L., & Agostinho, A. A. 1999. Introdução de espécies de peixes por escapes acidentais de tanques de cultivo em rios da Bacia do Rio Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, **16**: 557-560.
- Orsi, M. L., & Britton, J. R. 2014. Long-term changes in the fish assemblage of a Neotropical hydroelectric reservoir. *Journal of fish biology*, **84**: 1964-1970.
- Pelicice, F. M., and Agostinho, A. A. 2009. Fish fauna destruction after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) in a Neotropical reservoir. *Biological Invasions*, **11**: 1789-1801.
- R Core Team 2014. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. See <http://www.R-project.org>.
- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*, **8**: 224-239.
- Ricciardi, A., & H. J. MacIsaac, 2011. Impacts of Biological Invasions on Freshwater Ecosystems. Pages 211–224 in D. M. Richardson, ed. *Fifty years of invasion ecology: the 10 legacy of Charles Elton*. Blackwell Publishing Ltd.
- Sagoff, M. 2009. Environmental harm: political not biological. *Journal of Agricultural and Environmental Ethics*, **22**: 81–88.
- Sax, D. F. e Brown, J. H. 2000. The paradox of invasion. *Global Ecology and Biogeography*, **9**: 363-371.
- Sax, D. F. 2002. Native and naturalized plant diversity are positively correlated in scrub communities of California and Chile. *Diversity and Distributions* **8**: 193-210.
- Shea, K., & Chesson, P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* **17**: 170-176.
- Simberloff, D., & Vitule, J. R. 2014. A call for an end to calls for the end of invasion biology. *Oikos* **123**: 408-413.
- Stohlgren, T. J., Barnett, D. T., & Kartesz, J. T. 2003. The rich get richer: patterns of plant invasions in the United States. *Frontiers in Ecology and the Environment* **1**: 11-14.
- Stohlgren, T. J., Jarnevich, C., Chong, G. W. & Evangelista, P. H. 2006. Scale and plant invasions: a theory of biotic acceptance. *Preslia* **78**: 405-426.

Valéry, L. et al. 2013. Another call for the end of invasion biology. *Oikos* **122**: 1143–1146.

Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.

3 ENSAIO SOBRE A DINÂMICA TEMPORAL DA RIQUEZA E DIVERSIDADE FUNCIONAL: ENTENDENDO O PROCESSO DE INVASÕES EM PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL

RESUMO

A caracterização da biodiversidade e a compreensão de padrões de composição e estruturação de assembleias são foco da ecologia atualmente, principalmente com o envolvimento de espécies não nativas. O processo de invasão pode resultar em duas vertentes distintas: convergência (filtros ambientais) e divergência (interações bióticas ou similaridade limitante) funcional. Nesse trabalho houve a intenção de abordar o contexto funcional para peixes de água doce em escala temporal. Como resultado esperado, a diversidade funcional das espécies de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná aumentaria ao longo do tempo devido à entrada e estabelecimento das espécies invasoras, se comparada com as características funcionais da fauna nativa (sentinela), resultado típico de uma divergência funcional. A escala temporal foi composta pelos dados entre os anos de 2000 e 2012. Porém, os padrões exibidos pelas medidas de riqueza funcional (FRic) representados pelos grupos de nativos e não nativos, apresentaram tendências similares em relação à escala temporal, e para a medida de diversidade funcional FD foi verificado que o distanciamento esperado entre os grupos (nativos e nativos/não nativos combinados) ao longo do tempo não foi evidente. As espécies co-ocorrentes se apresentaram mais similares quanto às características funcionais, predizendo um contexto de convergência funcional. Tanto as espécies nativas quanto não nativas, foram regidas por filtros ambientais e responderam de forma semelhante a variações regionais dos atributos ambientais. Considerando o pressuposto de aceitação biótica encontrado para tal área, conclui-se que espécies não nativas se estabeleceram na região, principalmente devido às similaridades funcionais que apresentaram com espécies nativas.

Palavras-chave: filtros ambientais, convergência funcional, diversidade funcional, riqueza funcional.

Essay on the temporal dynamics of the richness and functional diversity: understanding the processes of invasions in a Neotropical floodplain

ABSTRACT

Characterize biodiversity and understand patterns of composition and structuring of assemblages are the focus on currently ecology, particularly with the involvement of nonnative species. The invasion process can result in two distinct aspects: functional convergence (environmental filters) and divergence (interactions). So, our study aimed to address the functional context for freshwater fish in temporal scale. We expected that the functional diversity of fish species in the Upper Paraná river floodplain would be distinguished over time due to the entrance and establishment of invasive species, compared with the functional characteristics of the native fauna (sentinel), typical result of a functional divergence. The temporal scale was composed of data between the years 2000 and 2012. However, patterns shown by functional richness measures (Fric) represented by the native groups and non-native, presented similar patterns relative to the temporal scale, and for the functional diversity measurement FD, we found that the distance expected between the groups (native and native/non-native combined) over time was not evident. The co-occurring species were more similar in functional characteristics, predicting a context of functional convergence. Both native and non-native species were ruled by environmental filters and responded similarly to regional variations in environmental attributes. Considering the biotic acceptance assumption found for this area, we conclude that non-native species have established themselves in the region, mainly due to their functional similarities with native species.

Keywords: environmental filters, functional convergence, functional diversity, functional richness.

3.1 INTRODUÇÃO

Cientistas da área de ecologia defendem que características funcionais de espécies consideradas relevantes por suas respostas ao ambiente podem demonstrar tanto o funcionamento, quanto os processos que determinam a composição de comunidades (Mason et al. 2007, Mouillot, Mason e Wilson 2007). A compreensão desses processos vai além do número absoluto e da abundância relativa das espécies, pois, detalhes da história de vida também devem ser considerados quando se procura entender as possíveis restrições ao ambiente e, como ocorre a manutenção dessas assembleias (regras de montagem ou ‘*assembly rules*’ - Diamond 1975, Keddy e Weiher 1999, Gotelli e McCabe 2002). Estas abordagens visam, portanto, a caracterização da biodiversidade e a compreensão de padrões de composição e estruturação de assembleias (Pavoine e Bonsall 2011).

Entretanto, quando se trata de processos que envolvem alteração dessas estruturas e, conseqüentemente, da biodiversidade de forma geral (ver Mouillot et al. 2013), vale ressaltar a importância de um fator que se mostra em plena expansão: as invasões biológicas, que podem resultar em duas vertentes distintas. Na primeira, as características funcionais das espécies invasoras são similares aos de espécies nativas em resposta aos requerimentos ambientais locais, de maneira que o estabelecimento da comunidade pode ser limitado por filtros ambientais, ou seja, resultado típico de uma convergência funcional. Por outro lado, se as interações entre tais espécies determinam a co-ocorrência das mesmas, há um aumento na distinção de características entre espécies, o que se denomina como divergência funcional (MacArthur e Levins 1967, Mason et al. 2005).

A mensuração e possível distinção entre essas abordagens são possíveis por meio da utilização de medidas de diversidade funcional (Mason et al. 2005, Mouchet et al. 2010, Pavoine e Bonsall, 2011). Considerando que a área da planície de inundação do alto rio Paraná se apresenta como um laboratório natural que presenciou um experimento de invasão aquática massiva, além de conter uma rica diversidade de espécies e de características funcionais, esse local se apresenta como uma oportunidade de se avaliar a diversidade funcional das espécies nativas e não nativas em escala temporal.

A prerrogativa desse trabalho se baseia no contexto de diversidade funcional, uma vez que o objetivo é obter a extensão das diferenças entre agrupamentos de espécies em uma comunidade, a partir de suas características funcionais (Tilman 2001). Portanto, o trabalho se justifica pela sua abordagem que inclui um gradiente temporal, delineamento esse ainda não difundido em literatura, principalmente quando aplicado ao contexto funcional para peixes de água doce (e.g. Matsuzaki et al. 2013).

Então, partindo de um pressuposto de que existe um padrão característico de aceitação biótica (contexto do paradoxo da invasão) na planície de inundação do alto rio Paraná, a proposta para este trabalho foi comparar a diversidade funcional das assembleias nativas e não nativas, e avaliar se existe um aumento da diferença entre as medidas de diversidade funcional em escala temporal. Como resultado esperado, a diversidade funcional do grupo de espécies não nativas de peixes aumentaria ao longo do tempo, se comparada com as características funcionais da fauna nativa.

Devido à entrada e estabelecimento das espécies invasoras, a competição entre as espécies nativas e não nativas (considerando a não exclusão de nativas) ocasionaria o aumento das características funcionais (divergência funcional) para que assim, fosse possível explicar a grande aceitação biótica na região. A fauna nativa nesse caso será considerada como uma sentinela, pois representa um tratamento controle para trabalhos observacionais.

3.2 MÉTODOS

3.2.1 *Área de estudo*

O estudo foi conduzido com os dados coletados na planície de inundação do alto rio Paraná, localizada no sudeste da América do Sul, Bacia do rio da Prata. Essa planície se estende por parte dos estados do Paraná e Mato Grosso do Sul, região sul do Brasil. Este trecho (com aproximadamente 230 km) é o remanescente lótico que ainda não apresenta barramentos, considerando toda extensão do rio Paraná em território brasileiro, e se localiza entre a barragem do reservatório da usina hidrelétrica Engenheiro Sergio Motta (à montante) e a parte superior do reservatório de Itaipu a jusante.

Durante a formação do reservatório de Itaipu, houve a supressão de uma barreira natural que dividia duas províncias ictiofaunísticas, e fornecia isolamento entre as ecorregiões (Abell et al. 2008) do alto e baixo rio Paraná, com exceção de algumas grandes espécies migradoras, que conseguiam transpor a barreira rio acima (Agostinho et al. 2007, Julio Jr. 2009). Após a eliminação de Salto de Sete Quedas ou Salto Guaíra (que agora se encontra submerso) com o enchimento do reservatório de Itaipu em 1983, houve o encontro entre as assembleias de peixes, com a subida de 37 espécies transplantadas para o alto rio Paraná (Langeani et al. 2007, Júlio et al. 2009, Vitule et al. 2012) (Fig. 1).

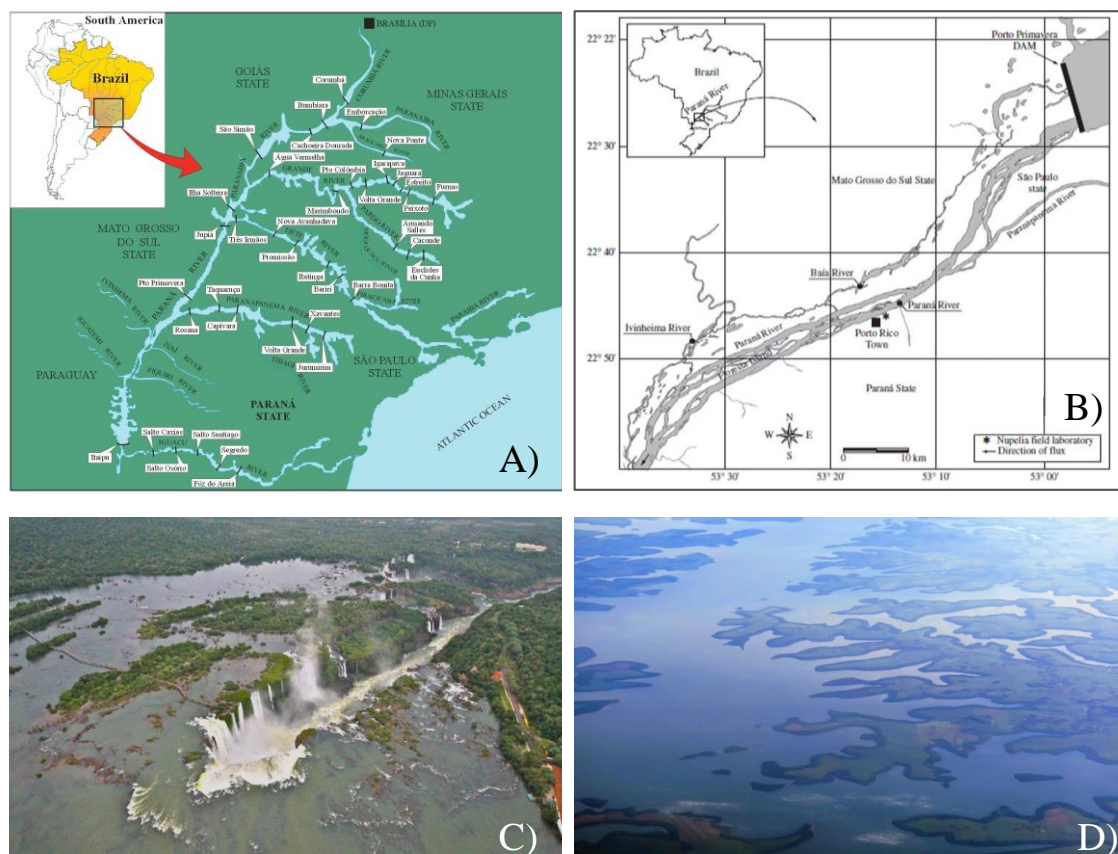


FIG. 1. Representação da área de estudo situando-se a) na porção Sudoeste brasileiro; b) Foco no trecho livre de barragens remanescente no alto rio Paraná; c) foto aérea da extinta barreira natural Salto de Sete Quedas e d) porção do Salto inundada pelo reservatório da usina hidrelétrica de Itaipu. Fonte das figuras c) e d): <http://www.mdig.com.br/index.php?itemid=32356> (acessado em 20/JAN/2016)

3.2.2 Coleta de dados

As coletas foram realizadas pelo Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) da Universidade Estadual de Maringá (UEM), e os dados de captura de peixes utilizados é parte do projeto de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD). A região avaliada foi o Sítio 6, que inclui parte da bacia do alto rio Paraná, e para esse estudo foram consideradas nove estações de amostragem distribuídas por toda a região, entre os anos de 2000 e 2012.

As espécies foram categorizadas como nativas e não nativas de acordo sua biota doadora e biota receptora, apesar de ainda haver algumas lacunas sobre suas localizações originais, bem como duvidas quanto a certos *status* taxonômico. Dessa forma, foi considerado o *status* de nativa a espécie que possui registro de ocorrência histórica na região e, *status* de não nativa (independente do tipo de introdução) se foram encontrados fora de suas áreas de distribuição (ou ocorrências históricas), considerando ainda que a espécie se apresente estabelecida na região (Blackburn et al. 2011). Todas as informações sobre as espécies foram descritas com base em literatura especializada (Graça e Pavanelli 2007; Langeani et al. 2007; Julio Jr. et al. 2009, *sites* como *Fishbase* (Froese e Pauly 2014)). Todas as espécies levantadas possuem nome científico válido (The California Academy of Science (Eschmeyer 2014))

Os indivíduos coletados foram identificados em nível de espécie e compilados suas características funcionais a partir de um grande número de trabalhos regionais já publicados (lista de espécies e características funcionais, ver Anexo 1). Para o levantamento das características funcionais dos peixes, espécies foram classificadas por categoria trófica, estratégia reprodutiva (cuidado parental, tipo de desova e fecundidade), migração e a posição que ocupam na coluna d'água, aqui denominado *habitat* (Tabela 1). Foram selecionadas tais características porque consideramos que elas representem de forma robusta a história de vida das espécies, e se mostram suficientes para exibir padrões temporais de convergência ou divergência entre as assembleias nativa e não nativa.

Tabela1. Características funcionais selecionadas para descrição das assembleias de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná entre 2000 e 2012.

Características funcionais	Sigla	Nível	Sigla	
Categoria trófica	trof	Detritívora	det	
		Herbívora	herb	
		Insetívora	ins	
		Invertívora	inv	
		Onívora	oniv	
		Piscívora	pisc	
		Planctívora	planc	
Estratégia reprodutiva	Cuidado parental	cp	Fecundação externa com cuidado parental	FECP
			Fecundação externa sem cuidado parental	FESP
			Fecundação Interna	FI
	Tipo de desova	desova	Parcelada	p
			Total	t
	Fecundidade	fec	Alta - 10000 a 100000 ovos/ano	alta
			Baixa - 100 a 1000 ovos/ano	baixa
			Média - 1000 a 10000 ovos/ano	media
			Muito Alta - mais de 100000 ovos/ano	muitoalta
Muito Baixa - menos de 100 ovos/ano			muitobaixa	
Migração	migr	Migrador	mig	
		Sedentário	sed	
Hábitat	hab	Bentopelágico	bentopel	
		Demersal	dem	
		Pelágico	pel	

3.2.3 Análise dos dados

Foi testada a hipótese utilizando como variável explanatória a escala temporal e as médias de duas medidas de diversidade funcional como variável resposta. A métrica FRic (*Functional Richness*, Villéger et al. 2008) que é baseada no algoritmo de Quickhull (utiliza o método do mínimo volume convexo), foi calculada a partir de dados de presença e ausência. De maneira complementar, a medida FD (*Functional Diversity*, Petchey e Gaston 2002, 2006), que é baseada em classificações hierárquicas, foi calculada com dados de abundância das espécies. Ambas as medidas foram desenvolvidas com base na medida de distância de Gower (Gower 1971).

Os valores médios da medida da riqueza funcional (*FRic*) foram utilizados com o intuito de avaliar suas variações, para os agrupamentos de nativos (NAT) e não nativos (Não-NAT) controlado por ano, o que serviu para explorar padrões e inferir se existe influência do ambiente para ambos os grupos em escala temporal.

Para exibir padrões de convergência ou divergência, também foram calculadas as médias de diversidade funcional (FD) para o grupo de espécies nativas (NAT+SE) e para o agrupamento de nativas somadas aos valores médios de espécies não nativas (NAT/Não-NAT). Os dados foram analisados ao longo do tempo com a intenção de entender se houve um aumento na distância entre os ajustes lineares, quando do acréscimo do grupo de não nativos, dessa forma, o método utilizado exclui a necessidade de incluir a avaliação de modelos nulos. Os valores das medidas FD (médias de FD/ano) do grupo de nativos (NAT) foram utilizados como sentinelas, ou seja, não são considerados como controle *strictu sensu* por se tratarem de valores observacionais, quando comparados com o agrupamento dos valores médios de FD de nativos com não nativos somados (NAT/Não-NAT). O teste de Kruskal Wallis (KW) foi utilizado para verificar a significância das diferenças entre os anos avaliados.

Na tentativa de se verificar a possibilidade de sobreposição funcional (Strauss et al. 2006, Park e Potter 2013), foi elaborado um gráfico de dispersão dos dados da matriz de características funcionais, utilizando-se dos valores dos eixos (1 e 2) de uma Análise de Coordenadas Principais (*Principal Coordinates Analysis*, PCoA (Gower 2005)), utilizando-se de uma matriz de similaridade gerada a partir de medidas de distância de Gower (Gower 1971).

Todas as análises estatísticas foram realizadas com o programa *R* v. 3.0.1 (R Core Team 2014), e para a elaboração dos gráficos, foi utilizado o programa *Statistica* 7.0 (StatSoft, Inc. 2013).

3.3 RESULTADOS

A princípio, os padrões exibidos pelas medidas de riqueza funcional (*FRic*) representados pelos grupos de NAT e Não-NAT, apresentaram tendências similares em relação à escala temporal (Fig. 2), o que demonstra que variações ambientais regionais interferem de forma semelhante na estruturação de comunidades NAT e Não-NAT na planície de inundação do alto rio Paraná. Nota-se que, devido a maior riqueza de espécies, valores de *FRic* do agrupamento de nativas foi maior que as medidas apresentadas pelo grupo de espécies não nativas. Houve diferença significativa entre as medidas de riqueza funcional para ambos os grupos (KW; p (NAT) = 0,0097 e p (Não-NAT) = 0,0184), considerando todo o período do estudo (Fig. 2).

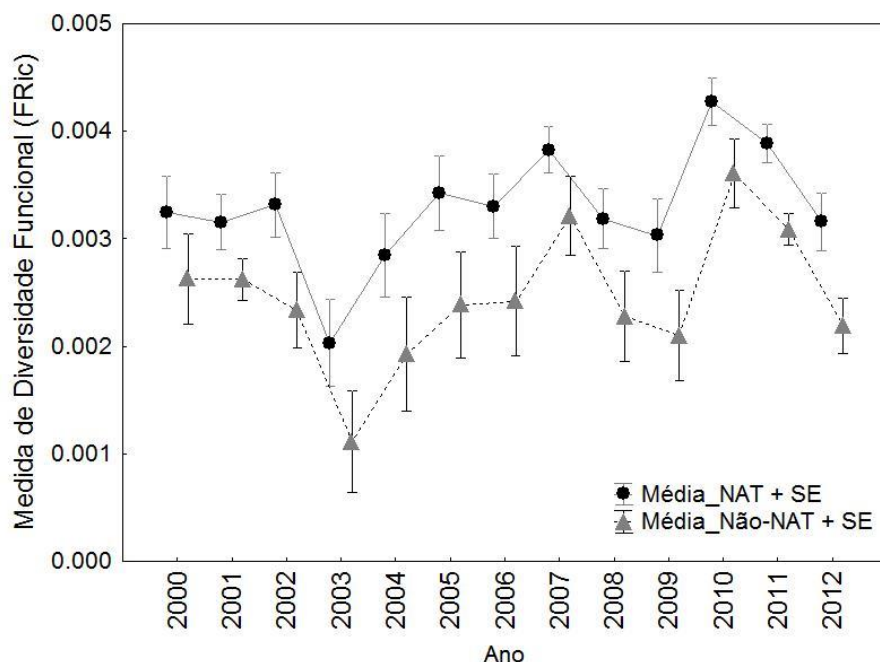


FIG. 2 Variação temporal dos valores médios de FRic para os agrupamentos de nativos (NAT) e não nativos (Não-NAT) controlados pelos anos. SE = erro padrão.

Para FD, na qual foi utilizado o grupo dos nativos (NAT) como sentinela, além do grupo apresentado pela soma de nativos com não nativos (NAT/Não-NAT), foi verificado que o distanciamento esperado ao longo do tempo não foi evidente (Fig. 3), apesar da entrada de novas espécies. Aqui também foi verificada a mesma resposta evidenciada quando da utilização de FRic, sendo a alteração da diversidade funcional regida pelos eventos regionais periódicos (KW; p (NAT/Não-NAT) = 0,00002 e p (NAT) = 0,0002).

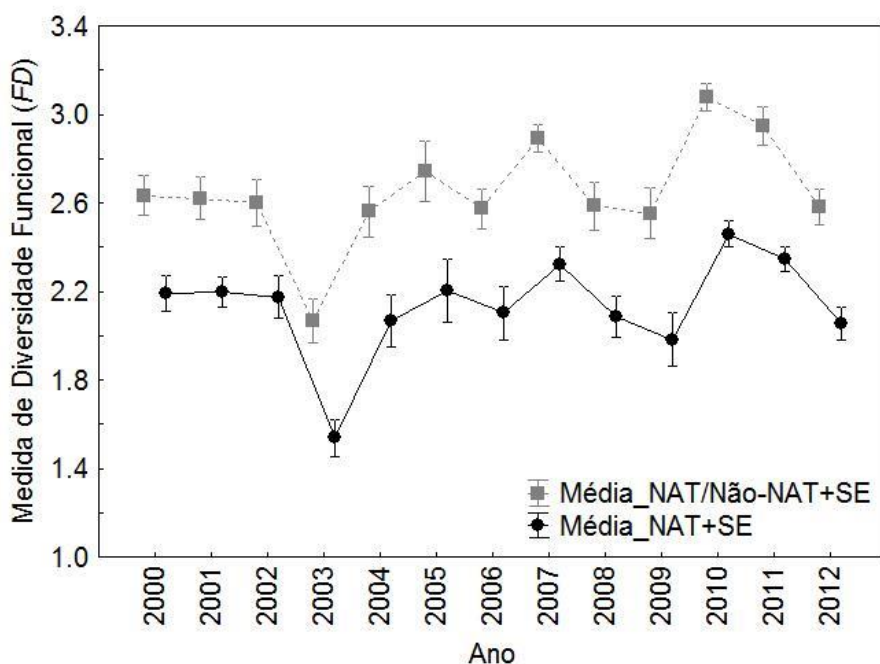


FIG. 3 Variação temporal dos valores médios de FD dos grupos em escala temporal. Representação do grupo dos nativos considerados sentinela (NAT) para comparação com o grupo de nativos somados aos não nativos, representados como NAT+Não-NAT. SE = erro padrão.

A matriz de características das espécies nativas e não nativas também foi utilizada para o desenvolvimento de uma PCoA (*Principal Coordinates Analysis*), e então foram retidos para interpretação e utilizados para gerar a ordenação os eixos 1 (51,1% de explicação da variação total) e o eixo 2 (18% de explicação) da PCoA. Foi verificada uma alta sobreposição (*'functional overlap'*), indicando uma similaridade funcional entre nativos e não nativos. Além disso, foi possível evidenciar a importância das características 'migradores/sedentários' e 'desova' que separam os grupos no eixo 1 (Fig. 4).

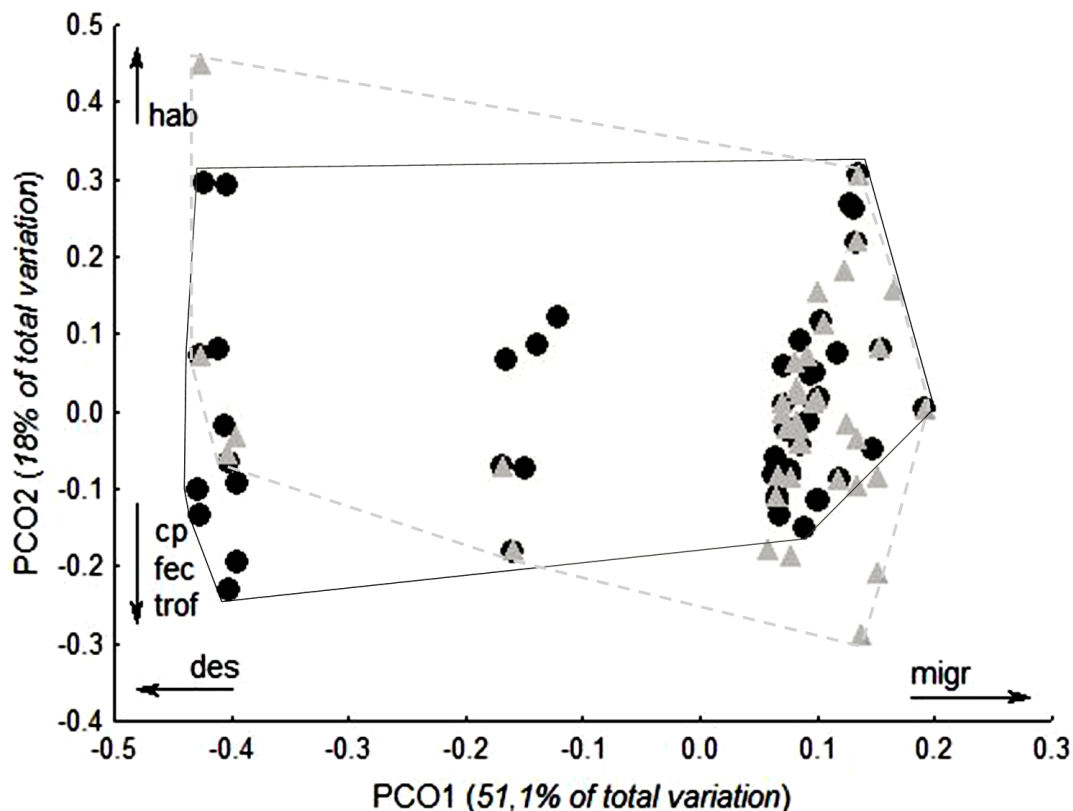


FIG. 4 Representação dos dados das características funcionais e seus respectivos vetores que influenciaram na posição dos mesmos no *'trait space'* utilizando-se dos eixos (PCO1 e PCO2) da Análise de Coordenadas Principais (PCoA), para o período de estudo. Círculo preto – grupo das espécies nativas; Triângulo cinza – grupo das espécies não nativas. Siglas: migr = migradores; des = desova; hab = habitats; cp = cuidado parental; fec = fecundação; trof = categoria trófica.

3.4 DISCUSSÃO

Os resultados obtidos não corroboram o esperado, pois espécies nativas e não nativas co-ocorrentes se apresentaram mais similares quanto às características funcionais. Esse resultado então, não é predito no contexto de divergência, no qual a co-ocorrência das espécies seria regida pelas diferenças nos atributos funcionais decorrentes de interações. Porém, ele pode ser predito pela convergência funcional, na qual a co-ocorrência está, possivelmente, relacionada a tolerância às condições ambientais. Dessa maneira, esse estudo propõe que a estruturação de assembleias, tanto nativas quanto não nativas, na planície de inundação do alto rio Paraná, é predominantemente regida por filtros ambientais e respondem de forma semelhante a variações regionais dos atributos ambientais.

O que se verifica nesses resultados é que todos os componentes dos grupos de espécies nativas e não nativas sofreram influência dos eventos regionais, no caso o mais provável seria o pulso de inundação. As variações dos valores médios de FRic e de FD coincidem com eventos de secas e cheias intensas (ver Fernandes et al. 2009). Esse panorama foi obtido, principalmente, por meio das medidas de riqueza funcional (FRic), que tratou apenas da dinâmica dos grupos NAT e Não-NAT, em separado.

Quando comparada a distância de (FD) entre os grupos sentinela (NAT) e o grupo combinado (NAT/Não-NAT), não houve possibilidade de se evidenciar um aumento ao longo do tempo, pois ambos ajustes lineares apresentaram padrão semelhante até o ano de 2012. Esta constatação se mostra contrária aos resultados apresentados pelo único trabalho que utilizou essa mesma abordagem em ambientes aquáticos continentais, porém, desenvolvido no arquipélago japonês, o qual apresentou aumento significativo da diversidade funcional ao longo do tempo (Matsuzaki et al. 2013).

Portanto, os resultados contrariam teorias clássicas, onde se espera que a competição por recursos faça com que as espécies sejam selecionadas, resultando em assembleias com características funcionais distintas (Darwin 1859), o que se caracteriza exatamente dentro do contexto teórico conhecido como '*Darwin's naturalization conundrum*', onde tanto os filtros ambientais quanto as interações competitivas são importantes para o sucesso de uma espécie invasora (Lonsdale 1999, Pysek e Richardson 2006, Richardson e Pysek 2006, Skóra et al. 2015).

Se considerados os fatores abióticos, os mesmos podem apresentar papel atenuante no processo de invasão, ou até mesmo restringir um invasor de se estabelecer em certos locais, se caso o invasor apresentar limitações de tolerância quanto às variáveis físicas locais (D'Antonio et al. 2001). Já os fatores bióticos, principalmente em se tratando de locais com alta diversidade, deveriam prevenir que um invasor se estabeleça devido à forte competição pelos recursos, que são similares para ambas as espécies, ou, ainda, predação por parte do nativo sobre os invasores (Shea e Chesson 2002, Kennedy et al. 2002, DeRivera et al. 2005).

Porém, no caso desse estudo, a similaridade funcional entre as espécies nativas e não nativas não representou indícios de resistência biótica direta. O que é creditado ao espaço físico (dimensionalidade em ambiente aquático) e a disponibilidade de recursos alimentares que propiciaram o estabelecimento de não nativos, mesmo com a alta diversidade encontrada. Portanto, o estabelecimento das espécies invasoras pode ter sido possível não tanto pela sua superioridade relativa à competição com as espécies nativas, mas sim pela composição de características da espécie no que diz respeito à ajustes dessas em uma nova área, concluindo que não é a dissimilaridade entre espécies *per se* que poderia estar propiciando essa co-ocorrência (Thuiller et al. 2010).

O esperado quando da entrada de espécies em um ambiente, principalmente em se tratando de um evento de introdução massiva, é que uma ampla variedade de características funcionais também se apresentasse como novidade (ver '*Darwin's naturalization hypothesis*' – DNH em Rejmánek 1996). Nesse sentido, algumas espécies se estabeleceriam com sucesso enquanto outras seriam erradicadas, ou, no mínimo apresentariam abundância reduzida, seja por fatores ambientais, ou por interações bióticas como a competição e predação.

Conforme se avança em escala temporal, seria passível de se evidenciar uma divergência (seleção de características) se caso fosse encontrado um aumento dos valores de diversidade funcional ao longo do tempo. Como os resultados não foram condizentes com essa assertiva, acreditamos que não houve aumento gradual da diversidade funcional regional. Porém, em se tratando de características funcionais, talvez as selecionadas e utilizadas nesse trabalho podem não ter sido suficientes para distinguir os grupos de espécies, levantando a possibilidade de que outras características (morfológicas, por exemplo) também devem ser consideradas (Gosselin 2012, Azurro et al. 2014).

A julgar pela grande biodiversidade encontrada na planície de inundação do alto rio Paraná (Agostinho et al. 2005) e a aceitação biótica tomada como pressuposto para o teste da hipótese, a expectativa era de que a aceitação ocorresse apenas se existisse um alto grau de diferenciação funcional entre as espécies nativas e não nativas. Porém, o que foi observado é que, embora as espécies apresentem características similares, as condições do ambiente e a utilização de recursos ainda se mostram suficientes para ambos os grupos.

Portanto, acredita-se que certos ecossistemas apresentem barreiras naturais ao estabelecimento de espécies devido a limitações abióticas aplicadas aos novos residentes, bem como, por interações com as espécies locais (D'Antonio et al. 2002, Shea e Chesson 2002). Por outro lado, se o ambiente for adequado para sustentar uma grande diversidade de espécies nativas, poderá ser (mutuamente) adequado para o estabelecimento de um grande número de espécies não nativas (Stohlgren et al. 2003, Huenneke et al. 1990, Burke e Grime 1996, Naeem et al. 2000, e Sax 2002), como parece ser o caso da planície de inundação do alto rio Paraná.

No caso da planície de inundação do alto rio Paraná, a diversidade biótica nativa é elevada, e os resultados demonstraram que a resistência biótica foi insuficiente para evitar o estabelecimento das espécies que subiram o rio após a supressão do Salto de Sete Quedas. Em contrapartida, devido à grande sobreposição funcional entre as espécies nativas e não nativas, atribuímos o sucesso no estabelecimento dessas espécies invasoras na nova área às condições favoráveis para sobrevivência das espécies, elevada disponibilidade de espaço (grande heterogeneidade de *habitats*) e à disponibilidade de recursos.

Em síntese, a aceitação ou resistência biótica encontrada por um invasor em um novo ambiente depende da quantidade de espécies suportado por aquela área (*'limiting similarity'*, Darwin 1859, MacArthur e Levins 1967, Callaway e Ridenour 2004, Emery 2007; e *'carrying capacity'*, Krebs 1978), que podem variar amplamente entre *habitats* de diferentes tamanhos, bem como, de diferentes níveis de produtividade e da heterogeneidade espaço-temporal (Kohn e Walsh 1994, Davies et al. 2007).

REFERÊNCIAS

- Abell et al. 2008. Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience*, **58**: 403-414.
- Agostinho, A. A., Thomaz, S. M., & Gomes, L. C. 2005. Conservação da biodiversidade em águas continentais do Brasil. *Megadiversidade*, **1**: 70-78.
- Agostinho, A. A., F. M. Pelicice, A. C. Petry, L. C. Gomes and H. F. Júlio Jr. 2007. Fish diversity in the upper Paraná River basin: habitats, fisheries, management and conservation. *Aquatic Ecosystem Health Management*, **10**: 174-186.
- Azzurro, E., Tuset, V.M., Lombarte, A., Maynou, F., Simberloff, D., Perez, A.R. & Sole, R.V. 2014. External morphology explains the success of biological invasions. *Ecology Letters*, **17**: 1455–1463.
- Blackburn, T.M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J.T., Duncan, R.P., Jarošík, V., Richardson, D.M. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, **26**: 333-339
- Blaum, N., Mosner, E., Schwager, M., & Jeltsch, F. 2011. How functional is functional? Ecological groupings in terrestrial animal ecology: towards an animal functional type approach. *Biodiversity and Conservation*, **20**: 2333-2345.
- Burns, K. C. 2015. A Theory of Island Biogeography for Exotic Species. *The American Naturalist*, **186**: 000-000.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London.
- Davies, K. F., Harrison, S., Safford, H. D., & Viers, J. H. 2007. Productivity alters the scale dependence of the diversity-invasibility relationship. *Ecology*, **88**: 1940-1947.
- DeRivera, C. E., Ruiz, G. M., Hines, A. H., & Jivoff, P. 2005. Biotic resistance to invasion: native predator limits abundance and distribution of an introduced crab. *Ecology*, **86**: 3364-3376.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. In: Cody, M. L.; Diamond, J. (Eds), *Ecology and evolution of communities*. Cambridge: Harvard University Press, 1342-444.
- D'Antonio, C. M., Levine, J., & Thomsen, M. 2001. Propagule supply and resistance to invasion: a California botanical perspective. *Journal of Mediterranean Ecology*, **2**: 233-245.
- Eschmeyer, W. N. (ed). *CAS – California Academy of Sciences – Fishes Catalogue*. Catalog of Fishes: Genera, Species, References. <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Versão acessada em MARÇO/2014.
- Fernandes, R., Agostinho, A. A., Ferreira, E. A., Pavanelli, C. S., Suzuki, H. I., Lima, D. P., & Gomes, L. C. 2009. Effects of the hydrological regime on the ichthyofauna of riverine environments of the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology* **69**: 669-680.

- Fernandes IM, Henriques-Silva R, Penha J, Zuanon J, Peres-Neto PR. 2014. Spatiotemporal dynamics in a seasonal metacommunity structure is predictable: the case of floodplain-fish communities. *Ecography*. **37**: 464-475.
- Fridley, J. D., Stachowicz, J. J., Naeem, S., Sax, D. F., Seabloom, E. W., Smith, M. D., and Holle, B. V. 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* **88**: 3-17.
- Froese, R. & Pauly, D. 2011. FishBase: World Wide Web electronic publication. Version (01/2010). Available at: <http://www.fishbase.org>. (acessado em Março de 2014).
- Gosselin, F. (2012) Improving approaches to the analysis of functional and taxonomic biotic homogenization: beyond mean specialization. *Journal of Ecology*, **100**: 1289–1295.
- Gotelli, N. J., & D. J. McCabe. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules model. *Ecology*, **83**: 2091-2096.
- Gower, J.C. 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* **27**: 4979–4983.
- Gower JC 2005. Principal Coordinates Analysis Encyclopedia of Biostatistics.
- Graça, W. J. & C. S. Pavanelli 2007. Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. Maringá, Eduem, 241p.
- Júlio-Jr H.F, Tos C.D., Agostinho A.A., Pavanelli C.S. 2009. A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the Upper Rio Paraná basin. *Neotropical Ichthyology* **7**: 709–718.
- Keddy, P., & E. Weiher 1999. The scope and goals of research on assembly rules. Pages 1–20 in E. Weiher and P. Keddy, editors. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Kennedy, T. A., Naeem, S., Howe, K. M., Knops, J. M., Tilman, D., & Reich, P. 2002. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature*, **417**: 636-638.
- Kohn, D. D., & Walsh, D. M. 1994. Plant species richness--the effect of island size and habitat diversity. *Journal of Ecology*, 367-377.
- Krebs C.J. 1978. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Harper and Row, New York
- Langeani, F., Castro, R.M.C., Oyakawa, O.T., Shibatta O.A., Pavanelli C.S., Casatti L. 2007. Diversidade da ictiofauna do alto rio Paraná: composição atual e perspectivas futuras. *Biota Neotropica*, **7**: 1-17.
- Lonsdale, W. M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* **80**: 1522–1536.
- MacArthur R. H, Levins R. 1967. The limiting similarity convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist*. **101**: 377-385.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G. & Wilson, J.B. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, **111**: 112–118.

- Mason, N.W.H., Lanoiselee, C., Mouillot, D., Irz, P. & Argillier, C. 2007. Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia*, **153**: 441–452.
- Matsuzaki, S. I. S., Sasaki, T., & Akasaka, M. 2013. Consequences of the introduction of exotic and translocated species and future extirpations on the functional diversity of freshwater fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, **22**: 1071-1082.
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, **24**: 867-876.
- Mouillot, D., Mason, N.W.H. & Wilson, J.B. 2007. Is the abundance of species determined by their functional traits? A new method with a test using plant communities *Oecologia*, **152**: 729–737.
- Mouillot, D., Graham, N. A., Villéger, S., Mason, N. W. & Bellwood, D. R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, **28**: 167-177.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., & Tilman, D. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science*, **294**: 804-808.0
- Pavoine, S., & Bonsall, M. B., 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews*. Cambridge. Philosophical Society. **86**: 792-812.
- Pandit S.N. & J. Kolasa. 2011. Opposite effects of environmental variability and species richness on temporal turnover of species in a complex habitat mosaic. *Hydrobiologia*. **685**: 145-154.
- Park, D. S., & D. Potter. 2013. A test of Darwin's naturalization hypothesis in the thistle tribe shows that close relatives make bad neighbors. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **110**: 17915–17920.
- Petchey, O. L. & Gaston, K. J. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*. **5**: 402-411.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, **9**: 741-758.
- Pysek, P. & Richardson, D.M. 2006. The biogeography of naturalization in alien plants. *Journal of Biogeography*, **33**: 2040–2050.
- R Development Core Team 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rejmánek, M. 1996. A theory of seed plant invasiveness: the first sketch. *Biological Conservation*, **78**: 171–181.
- Richardson, D.M. & Pysek, P. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, **30**: 409–431.
- Shea, K. & Chesson, P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* **17**: 170–176.

Skóra, F., Abilhoa, V., Padial, A. A., & Vitule, J. R. S. 2015. Darwin's hypotheses to explain colonization trends: evidence from a quasi-natural experiment and a new conceptual model. *Diversity and Distributions* **21**: 583-594.

StatSoft, Inc. Electronic Statistics Textbook. Tulsa, OK: StatSoft. WEB: <http://www.statsoft.com/textbook>; 2013.

Strauss, S. Y., C. O. Webb, & N. Salamin. 2006. Exotic taxa less related to native species are more invasive. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **103**: 5841–5845.

Thuiller, W., Gallien, L., Boulangéat, I., De Bello, F., Münkemüller, T., Roquet, C. & Lavergne, S. 2010. Resolving Darwin's naturalization conundrum: a quest for evidence. *Diversity and Distributions*, **16**: 461–475.

Tilman, D. 2001. Functional diversity. *Encyclopedia of biodiversity*, **3**:109-120.

Villéger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, **89**: 2290-2301.

Vitule, J.R.S., 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.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Conceitos teóricos em ecologia testados em diferentes regiões e em diferentes ambientes, frequentemente apresentam resultados completamente opostos. Dessa forma, a generalização de informações ecológicas devem ser concebidas com extrema cautela. Os resultados aqui obtidos demonstraram exatamente o que foi descrito na assertiva acima, onde o conceito da resistência biótica, comumente resultante da influência da fauna nativa sobre não nativas, principalmente quando se trata de menores escalas espaciais em sistemas terrestres, não são aplicáveis para sistemas aquáticos, mesmo que esse seja composto por uma fauna rica em diversidade de espécies nativas e, mesmo que se considere a menor escala possível em ambiente natural.

Portanto, o paradoxo da invasão que traz a tona o antagonismo de situações para diferentes escalas espaciais, apresentou-se como uma hipótese incompatível de ser generalizada, uma vez que ambientes aquáticos Neotropicais devem apresentar tendência semelhante ao encontrado nesse trabalho, com predominância total do contexto da aceitação biótica, apesar da distinção entre escalas. Assim, devido à ausência de indícios de resistência biótica, foi constatada uma quebra de paradigma quanto à generalização do conceito de paradoxo em invasões biológicas, para a abordagem observacional avaliada.

Mesmo havendo uma grande incidência de sobreposição funcional, o que é conhecido como pré-requisito para a resistência biótica em ambientes terrestres (Fargione et al. 2003; Maron e Marler 2007, Zavaleta e Hulvey 2007), os resultados demonstraram que a influência das características funcionais das espécies não foram o fator principal na estruturação da comunidade peixes em ambiente aquático Neotropical. Distúrbios de origem natural, como os pulsos de inundação, e alterações artificiais principalmente no regime hidrológico e nas características do ambiente (*e.g.* Johnson et al. 2008, Havel et al. 2005) encontrados nesse ambiente, podem aumentar as oportunidades para invasão e, conseqüentemente, facilitar o processo de aceitação biótica.

O que se conclui é que o conceito de paradoxo da invasão como é definido em ambientes terrestres não se aplica em ambientes aquáticos. Nesses ambientes, os fatores ambientais sobrepõem os tipos de interações que as espécies residentes possuem com os invasores. Além disso, a relevância que um ambiente com alta riqueza de espécies pode apresentar em determinada área terrestre, parece inexistente em comunidades de organismos aquáticos.

REFERÊNCIAS

Fargione J, Brown CS, Tilman D. 2003. Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. *Proc Natl Acad Sci USA* **100**: 8916–8920

Havel J.E., Lee C.E., Vander Zanden M.J. 2005. Do reservoirs facilitate invasions into landscapes? *BioScience* **55**: 518–252.

Johnson, P.T.J., Olden, J.D., Vander Zanden, M.J. 2008. Dam Invaders: impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Front Ecol Environ* **6**: 357–363.

Maron, J., Marler, M. 2007. Native plant diversity resists invasion at both low and high resource levels. *Ecology* **88**: 2651–2661

Zavaleta, E.S. & Hulvey, K.B. 2007. Realistic variation in species composition affects grassland production, resource use and invasion resistance. *Plant Ecol* **188**: 39–51.

APÊNDICE 1. Características funcionais de todas as espécies capturadas. FI – fecundação interna; FESP– fecundação externa sem cuidado parental; FECP – fecundação externa com cuidado parental; p – desova parcelada; t – desova total.

Táxon	Categoria trófica	Cuidado parental	Desova	Migração	Hábitat	Fecundidade
Chondrichthyes						
Myliobatiformes						
Potamotryginidae						
<i>Potamotrygon falkneri</i> Castex & Maciel, 1963	Piscívora	FI	p	Sedentária	Bentopelágica	muito alta
<i>Potamotrygon amandae</i> Loboda & Carvalho, 2013	Piscívora	FI	p	Sedentária	Bentopelágica	alta
Actinopterygii						
Characiformes						
Parodontidae						
<i>Apareiodon affinis</i> (Steindachner, 1879)	Detritívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	baixa
Curimatidae						
<i>Cyphocharax modestus</i> (Fernández-Yépez, 1948)	Detritívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Cyphocharax nagelii</i> (Steindachner, 1881)	Detritívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Steindachnerina brevipinna</i> (Eigenmann & Eigenmann, 1889)	Detritívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Steindachnerina insculpta</i> (Fernández-Yépez, 1948)	Detritívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	baixa
Prochilodontidae						
<i>Prochilodus lineatus</i> (Valenciennes, 1836)	Detritívora	FENP	t	Migradora	Bentopelágica	muito alta
Anostomidae						
<i>Leporellus vittatus</i> (Valenciennes, 1850)	Insetívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Leporinus elongatus</i> Valenciennes, 1850	Onívora	FENP	p	Migradora	Bentopelágica	alta
<i>Leporinus friderici</i> (Bloch, 1794)	Onívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	alta
<i>Leporinus lacustris</i> Campos, 1945	Onívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Leporinus octofasciatus</i> Steindachner, 1915	Onívora	FENP	p	Migradora	Bentopelágica	muito alta

<i>Leporinus obtusidens</i> (Valenciennes, 1836)	Onívora	FENP	p	Migradora	Bentopelágica	muito alta
<i>Leporinus macrocephalus</i> Garavello & Britski, 1988	Onívora	FENP	p	Migradora	Bentopelágica	muito alta
<i>Leporinus striatus</i> Kner, 1858	Onívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Schizodon altoparanae</i> Garavello & Britski, 1990	Herbívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Schizodon borellii</i> (Boulenger, 1900)	Herbívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	alta
<i>Schizodon nasutus</i> Kner, 1858	Herbívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	alta
Hemiodontidae						
<i>Hemiodus orthonops</i> Eigenmann & Kennedy, 1903	Detritívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
Characidae						
<i>Astyanax altiparanae</i> Garutti & Britski, 2000	Onívora	FENP	t	Sedentária	Bentopelágica	baixa
<i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier, 1819)	Onívora	FENP	t	Sedentária	Bentopelágica	baixa
<i>Astyanax schubarti</i> Britski, 1964	Onívora	FENP	t	Sedentária	Bentopelágica	baixa
<i>Bryconamericus stramineus</i> Eigenmann, 1908	Insetívora	FI	p	Sedentária	Bentopelágica	baixa
<i>Hemigrammus marginatus</i> Ellis, 1911	Invertívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	muito baixa
<i>Moenkhausia forestii</i> Benine, Mariguela & Oliveira, 2009	Insetívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	muito baixa
<i>Moenkhausia</i> aff. <i>intermedia</i> Eigenmann, 1908	Insetívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	muito baixa
<i>Piabina argentea</i> Reinhardt, 1867	Insetívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	muito baixa
<i>Psellogrammus kennedyi</i> (Eigenmann, 1903)	Onívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	muito baixa
<i>Salminus brasiliensis</i> (Cuvier, 1816)	Piscívora	FENP	t	Migradora	Bentopelágica	muito alta
<i>Salminus hilarii</i> Valenciennes, 1850	Piscívora	FENP	t	Migradora	Bentopelágica	alta
<i>Metynnis lippincottianus</i> (Cope, 1870)	Herbívora	FENP	p	Sedentária	Pelágica	baixa
<i>Myleus tiete</i> (Eigenmann & Norris, 1900)	Onívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	baixa
<i>Piaractus mesopotamicus</i> (Holmberg, 1887)	Onívora	FENP	p	Migradora	Demersal	alta
<i>Serrasalmus maculatus</i> Kner, 1858	Piscívora	FECF	p	Sedentária	Pelágica	média
<i>Serrasalmus marginatus</i> Valenciennes, 1837	Piscívora	FECF	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Galeocharax knerii</i> (Steindachner, 1879)	Piscívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Roeboides descalvadensis</i> Fowler, 1932	Insetívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	baixa
<i>Brycon hilarii</i> (Valenciennes, 1850)	Onívora	FENP	t	Migradora	Bentopelágica	muito alta

<i>Brycon orbignyanus</i> (Valenciennes, 1850)	Onívora	FENP	t	Migradora	Bentopelágica	muito alta
Acestrorhynchidae						
<i>Acestrorhynchus lacustris</i> (Lütken, 1875)	Piscívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i> Menezes, 1992	Piscívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	alta
Cynodontidae						
<i>Rhaphiodon vulpinus</i> Spix & Agassiz, 1829	Piscívora	FENP	p	Sedentária	Pelágica	muito alta
Erythrinidae						
<i>Erythrinus erythrinus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Piscívora	FECP	p	Sedentária	Demersal	média
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> (Agassiz, 1829)	Piscívora	FECP	p	Sedentária	Pelágica	média
<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)	Piscívora	FECP	p	Sedentária	Bentopelágica	muito alta
<i>Hoplias</i> sp. 1	Piscívora	FECP	p	Sedentária	Bentopelágica	muito alta
<i>Hoplias</i> sp. 2	Piscívora	FECP	p	Sedentária	Bentopelágica	muito alta
<i>Hoplias</i> sp. 3	Piscívora	FECP	p	Sedentária	Bentopelágica	muito alta
Siluriformes						
Callichthyidae						
<i>Callichthys callichthys</i> (Linnaeus, 1758)	Invertívora	FECP	p	Sedentária	Demersal	média
<i>Hoplosternum littorale</i> (Hancock, 1828)	Invertívora	FECP	p	Sedentária	Demersal	média
<i>Leptoplosternum pectorale</i> (Boulenger, 1895)	Invertívora	FECP	p	Sedentária	Demersal	baixa
Loricariidae						
<i>Loricaria prolixa</i> Isbrücker & Nijssen, 1978	Detritívora	FECP	p	Sedentária	Demersal	média
<i>Loricaria</i> sp.	Detritívora	FECP	p	Sedentária	Demersal	média
<i>Loricariichthys platymetopon</i> Isbrücker & Nijssen, 1979	Detritívora	FECP	p	Sedentária	Demersal	alta
<i>Loricariichthys rostratus</i> Reis & Pereira, 2000	Detritívora	FECP	p	Sedentária	Demersal	média
<i>Hypostomus albopunctatus</i> (Regan, 1908)	Detritívora	FECP	p	Sedentária	Demersal	média
<i>Hypostomus ancistroides</i> (Ihering, 1911)	Detritívora	FECP	p	Sedentária	Demersal	média
<i>Hypostomus cochliodon</i> Kner, 1854	Detritívora	FECP	p	Sedentária	Demersal	média
<i>Hypostomus commersoni</i> Valenciennes, 1836	Detritívora	FECP	p	Sedentária	Demersal	muito alta

<i>Hypostomus microstomus</i> Weber, 1987	Detritívora	FECF	p	Sedentária	Demersal	média
<i>Hypostomus regani</i> (Ihering, 1905)	Detritívora	FECF	p	Sedentária	Demersal	alta
<i>Hypostomus strigaticeps</i> (Regan, 1908)	Detritívora	FECF	p	Sedentária	Demersal	baixa
<i>Hypostomus ternetzi</i> (Boulenger, 1895)	Detritívora	FECF	p	Sedentária	Demersal	alta
<i>Megalancistrus parananus</i> (Peters, 1881)	Detritívora	FECF	t	Migradora	Demersal	muito alta
<i>Pterygoplichthys ambrosetii</i> Holmberg, 1983	Detritívora	FECF	t	Migradora	Demersal	alta
<i>Rhinelepis aspera</i> Spix & Agassiz, 1829	Detritívora	FENP	t	Migradora	Demersal	alta
Heptapteridae						
<i>Pimelodella avanhandavae</i> Eigenmann, 1917	Piscívora	FENP	p	Sedentária	Demersal	baixa
<i>Pimelodella gracilis</i> (Valenciennes, 1835)	Piscívora	FENP	p	Sedentária	Demersal	média
<i>Pimelodella taenioptera</i> Miranda Ribeiro, 1914	Piscívora	FENP	p	Sedentária	Demersal	baixa
<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	Onívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	alta
Pimelodidae						
<i>Hemisorubim platyrhynchos</i> (Valenciennes, 1840)	Piscívora	FENP	t	Migradora	Demersal	alta
<i>Hypophthalmus edentatus</i> Spix & Agassiz, 1829	Planctívora	FENP	p	Sedentária	Pelágica	muito alta
<i>Iheringichthys labrosus</i> (Lütken, 1874)	Invertívora	FENP	p	Sedentária	Demersal	alta
<i>Megalonema platanum</i> (Günther, 1880)	Piscívora	FENP	p	Migradora	Bentopelágica	média
<i>Pimelodus maculatus</i> La Cepède, 1803	Onívora	FENP	p	Migradora	Bentopelágica	alta
<i>Pimelodus microstoma</i> Steindachner, 1877	Onívora	FENP	t	Migradora	Bentopelágica	média
<i>Pimelodus mysteriorus</i> Azpelicueta, 1998	Onívora	FENP	t	Migradora	Bentopelágica	baixa
<i>Pimelodus ornatus</i> Kner, 1858	Onívora	FENP	p	Migradora	Bentopelágica	alta
<i>Pinirampus pirinampu</i> (Spix & Agassiz, 1829)	Piscívora	FECF	t	Migradora	Demersal	muito alta
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i> (Spix & Agassiz, 1829)	Piscívora	FENP	t	Migradora	Demersal	muito alta
<i>Sorubim lima</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Piscívora	FENP	t	Migradora	Demersal	alta
<i>Zungaro zungaro</i> (Humboldt, 1821)	Piscívora	FENP	t	Migradora	Bentopelágica	muito alta
Doradidae						
<i>Ossancora eigenmanni</i> (Boulenger, 1895)	Invertívora	FENP	p	Sedentária	Demersal	baixa
<i>Platydoras armatulus</i> (Valenciennes, 1840)	Invertívora	FENP	p	Sedentária	Demersal	média

<i>Pterodoras granulosus</i> (Valenciennes, 1821)	Onívora	FENP	t	Migradora	Demersal	muito alta
<i>Rhinodoras dorbignyi</i> (Kner, 1855)	Onívora	FENP	p	Sedentária	Demersal	alta
<i>Trachydoras paraguayensis</i> (Eigenmann & Ward, 1907)	Invertívora	FENP	p	Sedentária	Demersal	baixa
Auchenipteridae						
<i>Ageneiosus inermis</i> (Linnaeus, 1766)	Piscívora	FENP	p	Sedentária	Pelágica	muito alta
<i>Ageneiosus militaris</i> Valenciennes, 1836	Piscívora	FI	p	Sedentária	Pelágica	alta
<i>Ageneiosus ucayalensis</i> Castelnau, 1855	Piscívora	FI	p	Sedentária	Pelágica	alta
<i>Auchenipterus osteomystax</i> Miranda Ribeiro, 1918	Insetívora	FI	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Parauchenipterus galeatus</i> (Linnaeus, 1766)	Onívora	FI	p	Sedentária	Demersal	média
<i>Trachelyopterus</i> sp.						
Hypopomidae						
Clariidae						
<i>Clarias gariepinus</i> (Burchell, 1822)	Piscívora	FECP	p	Sedentária	Bentopelágica	muito alta
Gymnotiformes						
Gymnotidae						
<i>Gymnotus inaequilabiatus</i> (Valenciennes, 1839)	Insetívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	muito alta
<i>Gymnotus pantanal</i> Fernandes, Albert, Daniel-Silva, Lopes, Crampton & Almeida-Toledo, 2005	Onívora	FENP	p	Sedentária	Demersal	média
<i>Gymnotus paraguensis</i> Albert & Crampton, 2003	Onívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Gymnotus sylvius</i> Albert & Fernandes-Matioli, 1999	Piscívora	FECP	p	Sedentária	Bentopelágica	muito baixa
Sternopygidae						
<i>Eigenmannia trilineata</i> López & Castello, 1966	Invertívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
<i>Eigenmannia virescens</i> (Valenciennes, 1842)	Invertívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	alta
<i>Sternopygus macrurus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	Invertívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	muito alta
Rhamphichthyidae						
<i>Rhamphichthys hahni</i> (Meinken, 1937)	Invertívora	FECP	p	Sedentária	Bentopelágica	média
Apteronotidae						

<i>Apteronotus albifrons</i> (Linnaeus, 1766)							
<i>Apteronotus caudimaculosus</i> Santana, 2003	Insetívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	média	
<i>Apteronotus ellisi</i> (Arámburu, 1957)	Invertívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	alta	
Cyprinodontiformes							
Poeciliidae							
<i>Poecilia reticulata</i> Peters, 1859	Invertívora	FI	p	Sedentária	Bentopelágica	muito baixa	
Synbranchiformes							
Synbranchidae							
<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch, 1795	Insetívora	FECP	p	Sedentária	Demersal	muito alta	
Perciformes							
Scianidae							
<i>Plagioscion squamosissimus</i> (Heckel, 1840)	Piscívora	FENP	p	Sedentária	Bentopelágica	muito alta	
Cichlidae							
<i>Astronotus crassipinnis</i> (Heckel, 1840)	Onívora	FECP	p	Sedentária	Bentopelágica	média	
<i>Cichla kelberi</i> Kullander & Ferreira, 2006	Piscívora	FECP	p	Sedentária	Bentopelágica	média	
<i>Cichla piquiti</i> Kullander & Ferreira, 2006	Piscívora	FECP	p	Sedentária	Bentopelágica	alta	
<i>Cichlasoma paranaense</i> Kullander, 1983	Piscívora	FECP	t	Migradora	Bentopelágica	muito baixa	
<i>Crenicichla britskii</i> Kullander, 1982	Insetívora	FECP	t	Sedentária	Bentopelágica	baixa	
<i>Crenicichla haroldoi</i> Luengo & Britski, 1974	Insetívora	FECP	t	Sedentária	Bentopelágica	baixa	
<i>Geophagus proximus</i> (Castelnau, 1855)	Invertívora	FECP	p	Sedentária	Bentopelágica	média	
<i>Laetacara araguaiae</i> Ottoni & Costa, 2009	Insetívora	FECP	p	Sedentária	Bentopelágica	muito baixa	
<i>Satanoperca pappaterra</i> (Heckel, 1840)	Invertívora	FECP	p	Sedentária	Bentopelágica	média	
Pleuronectiformes							
Achiridae							
<i>Catathyridium jenynsii</i> (Günther, 1862)	Piscívora	FENP	p	Sedentária	Demersal	média	

APÊNDICE 2. *Script* desenvolvido no programa R

CAPÍTULO 1

#####Importance of "SCALES" on Invasion

Ecology#####

#####MACRO ESCALA – PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO

```
scale.flood<-read.csv("2_Floodplain_USO.csv", sep="," , header=TRUE)
```

```
scale.flood
```

```
lm.scales.flood<-lm(N.NAT.F~NAT.F)
```

```
summary(lm.scales.flood)
```

```
plot(N.NAT.F~NAT.F, data=scale.flood,pch=16,
```

```
main="NERR_Floodplain Scale")
```

```
abline(lm.scales.flood, lty=3)
```

MESO ESCALA – RIOS (SISTEMAS)

```
scale.basin<-read.csv("2_Basin_USO.csv", sep="," , header=TRUE)
```

```
scale.basin
```

```
lm.scales.basin<-lm(N.NAT.B~NAT.B)
```

```
summary(lm.scales.basin)
```

MICRO ESCALA - LOCAIS

```
scale.local<-read.csv("2_Local_USO.csv", sep="," , header=TRUE)
```

```
scale.local
```

```
names(scale.local)
```

```
attach(scale.local)
```

```
lm.scales.local<-lm(N.NAT.L~NAT.L)
```

```
summary(lm.scales.local)
```

```
plot(N.NAT.L~NAT.L, data=scale.local,pch=6, main="NERR_Local  
Scale")
```

```
abline(lm.scales.local, lty=7)
```

```
#
```

ANCOVA – MESO ESCALA

```
ancova.subs<- aov(N.NAT.B~NAT.B*Basin.B, data=scale.basin)
```

```
summary(ancova.subs)
```

```
plot(N.NAT.B~NAT.B, data=scale.basin,pch=3, main="NERR_Sub Basin  
Scale")
```

```
abline(lm.scales.basin, lty=5)
```

###DIFERENÇA DENTRO DE CADA MESO ESCALA

```
plot(N.NAT.L~NAT.L, data=scale.local, type='p',pch  
=c(2,4,15)[scale.local.factors$Basin.L],main="NERR_Sub  
Basins",xlim=range(0:40))
```

```
#text(N.NAT.L~NAT.L, data=scale.local.factors)
```

```
abline(lm.Rbai.L, lty=3)
```

```
abline(lm.Rivi.L, lty=5)
```

```
abline(lm.Rpar.L, lty=1)
```

```

legend("topleft",c("Baia River", "Ivinhema River", "Parana
River"),pch=c(2,4,15),lty=c(3,5,1),cex=.9)
####
par(mfrow=c(1,3))
plot(N.NAT.F~NAT.F, data=scale.flood,pch=16,
main="NERR_Floodplain Scale",xlim=range(0:75),ylim=range(0:55))
abline(lm.scales.flood, lty=3)
plot(N.NAT.B~NAT.B, data=scale.basin,pch=3, main="NERR_Basin
Scale",xlim=range(0:75),ylim=range(0:55))
abline(lm.scales.basin, lty=5)
plot(N.NAT.L~NAT.L, data=scale.local,pch=6, main="NERR_Local
Scale",xlim=range(0:75),ylim=range(0:55))
abline(lm.scales.local, lty=7)
riv.Rivi.L<-subset(Rivi.L,Type.L=="RIV")
riv.lm.Rivi.L <- lm(N.NAT.L~NAT.L, data=riv.Rivi.L)
cc.Rivi.L<-subset(Rivi.L,Type.L=="CC")
cc.lm.Rivi.L <- lm(N.NAT.L~NAT.L, data=cc.Rivi.L)
ncc.Rivi.L<-subset(Rivi.L,Type.L=="NCC")
ncc.lm.Rivi.L <- lm(N.NAT.L~NAT.L, data=ncc.Rivi.L)
#

```

CAPITULO 2

```

fish<-
read.table(file="abundance_matrix_d.csv",head=T,row.names=1,sep=",")
fish<-fish[,5:134]
fish.n<-
read.table(file="abundanceN_matrix_d.csv",head=T,row.names=1,sep=",")
fish.n<-fish.n[,5:80]
fishPA<-
read.table(file="presen_ausence_matrix_d.csv",head=T,row.names=1,sep=
",")
fishPA.n<-
read.table(file="presen_ausenceN_matrix_d.csv",head=T,row.names=1,se
p=",")
traits<-read.table(file="traits_matrix_d.csv",head=T,row.names=1,sep=",")
traits.n<-
read.table(file="traits_matrixN_d.csv",head=T,row.names=1,sep=",")

fish<-read.table(file="clipboard",head=T,row.names=1,sep="\t")
fish.n<-read.table(file="clipboard",head=T,row.names=1,sep="\t")
fishPA<-read.table(file="clipboard",head=T,row.names=1,sep="\t")
fishPA.n<-read.table(file="clipboard",head=T,row.names=1,sep="\t")
traits<-read.table(file="clipboard",head=T,row.names=1,sep="\t")

```



```

traits.n<-read.table(file="clipboard",head=T,row.names=1,sep="\t")

#distancia funcional
dist.func.traits<-gowdis(traits)
dist.func.traits.n<-gowdis(traits.n)

#dendrograma funcional
den.func.traits<-hclust(dist.func.traits,"average")
den.func.traits.n<-hclust(dist.func.traits.n,"average")

#arvore funcional
phylo.den.traits<-as.phylo(den.func.traits)
phylo.den.traits.n<-as.phylo(den.func.traits.n)

#calcular o FD
FD.fish<-pd(fish,phylo.den.traits)
FD.fish.n<-pd(fish,phylo.den.traits.n)

#calcular o MPD
MPD.fish<-
mpd(fish,cophenetic(phylo.den.traits),abundance.weighted=TRUE)
MPD.fish.n<-
mpd(fish.n,cophenetic(phylo.den.traits.n),abundance.weighted=TRUE)

```

```

MPD.fishPA<-mpd(fishPA,cophenetic(phylo.den.traits))
MPD.fishPA.n<-mpd(fishPA.n,cophenetic(phylo.den.traits.n))

write.table(MPD.fish,file="MPDfish.csv",sep=";")
write.table(MPD.fish.n,file="MPDfishN.csv",sep=";")
write.table(MPD.fishPA,file="MPDfishPA.csv",sep=";")
write.table(MPD.fishPA.n,file="MPDfishPAN.csv",sep=";")

#calcular o MNTD
MNTD.fish<-
mntd(fish,cophenetic(phylo.den.traits),abundance.weighted=TRUE)
MNTD.fish.n<-
mntd(fish.n,cophenetic(phylo.den.traits.n),abundance.weighted=TRUE)
MNTD.fishPA<-mntd(fishPA,cophenetic(phylo.den.traits))
MNTD.fishPA.n<-mntd(fishPA.n,cophenetic(phylo.den.traits.n))

write.table(MNTD.fish,file="MNTDfish.csv",sep=";")
write.table(MNTD.fish.n,file="MNTDfishN.csv",sep=";")
write.table(MNTD.fishPA,file="MNTDfishPA.csv",sep=";")
write.table(MNTD.fishPA.n,file="MNTDfishPAN.csv",sep=";")

#indices de diversidade (fixar o num de dimensoes (argumento m=5))

```

```
DBFDfish<-dbFD(dist.func.traits,fish,m=5,print.pco=TRUE)
DBFDfish.n<-dbFD(dist.func.traits.n,fish.n,m=5,print.pco=TRUE)

write.table(DBFDfish,file="DBFDfish.csv",sep=";")
write.table(DBFDfish.n,file="DBFDfish.n.csv",sep=";")

write.table(DBFDfish$x.axes[,1:2],file="PCoAfish.csv",sep=";")
write.table(DBFDfish.n$x.axes[,1:2],file="PCoAfishN.csv",sep=";")
```