

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

FLÁVIO HENRIQUE RAGONHA

**Bivalves límnicos invasores em uma planície aluvial Neotropical:
invasibilidade e seus efeitos nas comunidades planctônicas**

Maringá
2015

FLÁVIO HENRIQUE RAGONHA

**Bivalves límnicos invasores em uma planície aluvial Neotropical:
invasibilidade e seus efeitos nas comunidades planctônicas**

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

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Alice Michiyo Takeda
Coorientador: Prof. Dr. Alberto José Prioli

Maringá
2015

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

R144b Ragonha, Flávio Henrique, 1983-
Bivalves límnicos invasores em uma planície aluvial Neotropical : invasibilidade e seus efeitos nas comunidades planctônicas / Flávio Henrique Ragonha. -- Maringá, 2015.
77 f. : il. (algumas color.).
Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2015.
Orientadora: Prof.^a Dr.^a Alice Michyio Takeda.
Coorientador: Prof. Dr. Alberto José Prioli.
1. Bivalves límnicos invasores - Populações, Ecologia de - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Plâncton de água doce - Populações, Ecologia de - Predação - Planície de inundação - Alto rio Paraná. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -594.4178809816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

FLÁVIO HENRIQUE RAGONHA

**Bivalves límnicos invasores em uma planície aluvial Neotropical:
invasibilidade e seus efeitos nas comunidades planctônicas**

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.^a Dr.^a Alice Michiyo Takeda
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.^a Dr.^a Daniele Sayuri Fujita
Instituto Federal de Roraima (IFRR)

Prof. Dr. Nadson Ressayé Simões da Silva
Universidade Federal do Sul da Bahia (UFSB)

Prof. Dr. Fábio Amodêo Lansac-Tôha
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Prof. Dr. Roger Paulo Mormul
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada: em 27 de março de 2015

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



Dedicatória:

A todos os meus familiares por sempre estarem ao meu lado, mesmo não podendo estar, sempre presentes nos momentos de alegria e tristeza. Amo todos vocês.

AGRADECIMENTOS

A Prof.^a Dr.^a Alice Michiyo Takeda pela orientação, paciência, conselhos e amizade, desde meu primeiro ano na academia.

A todos que trabalharam no levantamento e processamento dos dados utilizados neste estudo;

Aos meus Pais, Norberto Ragonha e Sueli Aparecida Viselli Ragonha, que sempre me apoiaram e incentivaram meus estudos;

Aos meus irmãos Fabiana Cristina Ragonha e Norberto Ragonha Junior pelo carinho e compreensão;

A minha noiva Fabiana Castelani Andreotti, que me apoia em todos os momentos difíceis;

Aos amigos do Laboratório de Zoobentos (André, Ana, Camila, Danielle, Gisele, Jéssica, Lino, Marcelo, Rafael, Renata, Roger e Vanessa,) pela amizade e carinho.

Aos amigos do curso de pós- graduação pelo companheirismo.

A todos os professores do curso de Pós-Graduação em Ambientes Aquáticos Continentais.

Ao Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA);

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa de doutorado;

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPQ/PELD) pelo apoio financeiro;

A família Nupélia (professores, alunos, funcionários), pelo companheirismo e seriedade nos trabalhos, o que torna o diferencial em nosso grupo;

Ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia), pelo apoio logístico.

A comissão de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio da bolsa de doutorado.

A banca examinadora composta pelos membros: Dr.^a Daniele Sayuri Fujita, Dr. Nadson Ressué Simões da Silva, Dr. Fábio Amodêo Lansac-Tôha e Dr. Roger Paulo Mormul pelas contribuições e disponibilidade de tempo para correção da tese.

BIVALVES LÍMNICOS INVASORES EM UMA PLANÍCIE ALUVIAL NEOTROPICAL: INVASIBILIDADE E SEUS EFEITOS NAS COMUNIDADES PLANCTÔNICAS

RESUMO

As espécies de bivalves invasoras *Corbicula fluminea* Müller, 1774 e *Limnoperna fortunei* Dunker, 1857 estão entre as espécies invasoras que mais impactam os ambientes aquáticos. Dentre seus impactos observados estão o desaparecimento de muitas espécies nativas devido à competição por alimento. As taxas de filtração dessas espécies invasoras são elevadas e influenciadas por diversos fatores dentre eles, a temperatura, o oxigênio dissolvido e a turbidez. Portanto, foi verificado se a dinâmica populacional e se o padrão de colonização de *L. fortunei* segue os mesmos padrões de colonização para planície de inundação, e quais fatores ambientais são importantes nas probabilidades de ocorrência de *L. fortunei* nas diferentes classes de tamanho nos diferentes ambientes invadidos. Além de investigar o efeito da predação dos bivalves *L. fortunei* e *C. fluminea* sobre as comunidades de fitoplâncton e zooplâncton em diferentes níveis de turbidez. Nas diferentes classes etárias os requerimentos pelas condições ambientais demonstraram mudar conforme o estágio de desenvolvimento. Em classes etárias menores as condições com altos valores de turbidez provavelmente orgânica, fósforo total e uma oxigenação abundante e elevada porcentagem de seixos são o cenário propício para uma maior probabilidade de ocorrência dessa espécie. Porém, os indivíduos já estabelecidos provavelmente mais tolerantes as mudanças ambientais necessitam de um ambiente onde o alimento, expresso pela clorofila-a, seja abundante para suprir sua alta taxa de filtração. As diferenças no comportamento na captura de alimentos pode ser a principal explicação de como essas duas espécies com taxas de filtração tão discrepantes possam coexistir no mesmo habitat, já que mesmo com uma taxa de filtração bem elevada *L. fortunei* em muitas situações de turbidez apresentou ser menos efetivo na captura de alguns grupos de zooplâncton em relação a *C. fluminea*. As conclusões dos dois trabalhos ampliarão o conhecimento da ecologia desses bivalves invasores dando suporte para futuros trabalhos.

Palavras-chave: Moluscos. Competição. Predação. Zooplâncton. Fitoplâncton

INVADERS FRESHWATER BIVALVES IN AN ALLUVIAL FLOODPLAIN NEOTROPICAL: INVASIVENESS AND ITS EFFECTS ON PLANKTON COMMUNITIES

ABSTRACT

The species of bivalve *Corbicula fluminea* Müller, 1774 and invasive *Limnoperna fortunei* Dunker, 1857 are among the most invasive species that impact aquatic environments. Among its impacts are observed the disappearance of many native species due to competition for food. Filtration rates of these invasive species are high and influenced by several factors, among them, temperature, dissolved oxygen and turbidity. Therefore, was verified that the population dynamics and the pattern colonization of *L. fortunei* follows the same standards for floodplain, and what environmental factors are important for occurrence probability of the *L. fortunei* in the different size classes in different invaded environments. Besides, investigating the effect of predation of bivalve *L. fortunei* and *C. fluminea* on the phytoplankton and zooplankton at different levels of turbidity. In different age classes the requirements for environmental conditions showed change as the development stage. In younger age classes conditions with high turbidity values probably organic, total phosphorus and abundant oxygenation and high percentage of pebbles are the suitable setting for a higher probability of occurrence of this species. However, the individuals already established probably more tolerant the environmental changes need an environment where food, expressed by chlorophyll-a, is abundant to supply its high filtration rate. The differences in behavior in the capture of food can be a major explanation as to how these two species so different filtration rates can coexist in the same habitat, since even with a very high filtration rate *L. fortunei* in many situations the turbidity presented be less effective in capturing some zooplankton groups in relation the *C. fluminea*. The findings of the two studies expanded the knowledge of the ecology of these bivalve invaders supporting for future works.

Keywords: Molluscs. Competition. Predation. Zooplankton. Phytoplankton

Tese elaborada (exceto idioma) e formatada conforme as normas da publicação científica *Biological Invasions* Disponível em: <http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10530>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	11
	REFERÊNCIAS	12
2	FATORES QUE INFLUENCIAM A INVASIBILIDADE DE <i>LIMNOPERNA FORTUNEI</i> (MEXILHÃO-DOURADO) EM AMBIENTES DE PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL	16
	Resumo	16
	Abstract	17
2.1	INTRODUÇÃO	18
2.2	MATERIAIS E MÉTODOS	20
2.2.1	Área de Estudo	20
2.2.2	Coleta de dados	21
2.2.3	Nível hidrométrico	22
2.2.4	Análises estatísticas	22
2.3	RESULTADOS	24
2.3.1	Dispersão de propágulos- nível hidrométrico	24
2.3.2	Dinâmica populacional - densidade total	25
2.3.3	Fases de colonização	26
2.3.4	Filtros ambientais e densidade total	27
2.3.5	Filtros ambientais e população de <i>L. fortunei</i>	28
2.3.6	Dinâmica populacional- pirâmide etária	29
2.3.7	Filtros ambientais pelas classes etárias	30
2.4	DISCUSSÃO	32
	REFERÊNCIAS	37
	APÊNDICES	47
	ANEXOS	48
3	O IMPACTO DOS BIVALVES INVASORES <i>CORBICULA FLUMINEA</i> E <i>LIMNOPERNA FORTUNEI</i> SOBRE AS COMUNIDADES DE ZOOPLÂNCTON E FITOPLANCTON EM DIFERENTES NÍVEIS DE TURBIDEZ	49
	Resumo	49
	Abstract	50
3.1	INTRODUÇÃO	51
3.2	MATERIAIS E MÉTODOS	53
3.2.1	Coleta do material	53
3.2.2	Design experimental	54
3.2.3	Amostragem e mensurações	56
3.2.4	Análises estatísticas	56
3.3	RESULTADOS	57
3.3.1	Monitoramento das variáveis abióticas	57
3.3.2	Efeito da predação de <i>L. fortunei</i> e <i>C. fluminea</i> no zooplâncton	58

3.3.3	Efeito da predação no plâncton	59
3.3.4	Densidade de zooplâncton	61
3.3.5	Densidade de fitoplâncton	63
3.3.6	Efeito da predação de <i>L. fortunei</i> e <i>C. fluminea</i> no fitoplâncton	64
3.4	DISCUSSÃO	64
	REFERÊNCIAS	68
4	CONCLUSÕES FINAIS	76

1 INTRODUÇÃO GERAL

Durante um período de apenas dois séculos, a introdução em todo o mundo de espécies invasoras aumentou imensamente (Ricciardi 2007). Essas introduções representam uma ameaça inevitável a biodiversidades mundial (Rosenzweig 2001; Davis 2003; Sax e Gaines 2003; e Gurevitch e Padilla 2004).

Embora a distribuição das espécies se altere naturalmente ao longo do tempo, a atividade humana aumenta consideravelmente a velocidade e escala espacial dessas mudanças, seja intencionalmente ou não (Ricciardi e MacIssac 2000). Este aumento acontece diretamente através de corredores de invasão (rotas água, terra ou ar; comercial e / ou turístico) ou indiretamente através de ambientes alterados como resultado da mudança global (Dukes e Mooney 1999).

O impacto causado pelas espécies introduzidas é maior em ambientes perturbados do que em conservados. Já na década de 1950, Elton (1958) propôs o conceito de "resistência biótica", onde argumenta que em áreas não perturbadas, as inibições exercidas pelos predadores parasitas e doenças frustram o estabelecimento da maioria dos invasores, enquanto em um ambiente perturbado, a resistência é menor, devido à queda desses "inibidores".

A resistência de um ecossistema a invasão (invasibilidade) é determinada pela pressão de propágulos e pelos filtros abióticos e bióticos, bem como pela influência dos seres humanos sobre todos estes filtros (Catford et al. 2009; Lonsdale 1999; Colautti et al. 2006). Ecossistemas aquáticos estão propensos à maior facilidade a invasão, pois apresentam menor resistência dos filtros abióticos e bióticos (Catford et al. 2009; Fridley 2011; Duncan 2011). Em todo mundo os ecossistemas lóticos estão sendo alterados pelas construções de Usinas hidrelétricas (Pringle 2001; Nilsson et al. 2005) com o objetivo de produzir energia (Barletta et al. 2010; Yanger et al. 2013). No Brasil, a maior fonte de energia é gerada por usinas hidroelétricas as quais formam uma cascata de represamento nos principais rios do país, como o rio Paraná que possui mais de 46 usinas dentre seu canal principal e seus tributários (Agostinho et al. 2004). Estas construções alteraram os regimes de cheia e seca e, conseqüentemente, as variáveis físicas e químicas dos ambientes a jusante (Souza-Filho e Stevaux 1997; Agostinho et al. 2013).

Na planície aluvial do alto rio Paraná essas alterações concomitantemente favoreceram o surgimento de muitas espécies invasoras, dentre elas os bivalves *Corbicula fluminea*-Müller, 1774 (Takeda et al. 2007) e *Limnoperna fortunei* Dunker, 1857 (Takeda et al. 2003).

Portanto, em nosso tópico 1 verificamos a dinâmica populacional e se o padrão de colonização de *L. fortunei* segue os mesmos padrões de colonização para planície de inundação, e quais fatores ambientais são importantes nas probabilidades de ocorrência de *L. fortunei* nas diferentes classes de tamanho nos diferentes ambientes invadidos.

Uma das razões para o sucesso tanto de *L. fortunei* quanto de *C. fluminea* é que essas espécies invasoras possuem elevadas taxas de filtração que por serem superiores às das espécies nativas, têm vantagens na competição por alimento (Cooper et al. 2005; Weitere et al. 2008; Atkinson et al. 2011), onde a comunidade do zooplâncton e especialmente fitoplâncton se destacam como a base de sua dieta (Boltovskoy e Correa 2015).

A captura do alimento por esses invasores pode ser afetada não apenas pela temperatura e oxigênio da água, mas a turbidez pode influenciar negativamente a (Boltovskoy et al. 2009), modificando tanto a taxa de filtração quanto a seletividade de captura (Schneider et al. 1998). Essas relações e turbidez são bem conhecidos para *D. polymorpha* (Schneider et al. 1998; Allen et al. 1999; Baines et al. 2007), porém há essa lacuna na ciência para as espécies de *L. fortunei* e *C. fluminea* (Oliveira et al. 2011, Boltovskoy e Correa 2015). Portanto, no segundo tópico o objetivo foi investigar o efeito da predação dos bivalves *L. fortunei* e *C. fluminea* sobre as comunidades de fitoplâncton e zooplâncton em diferentes níveis de turbidez.

REFERÊNCIAS

- Agostinho AA, Gomes LC, Veríssimo S, Okada EK (2004) Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish Biology and Fisher* 14: 11-19
- Agostinho AA, Gomes LC, Bonecker CC, Thomaz SM (2013) Padrões de variação de longo prazo na planície de inundação do Alto do rio Paraná. In: Tabarelli M, Rocha CFD, Romanowski P, Rocha O, Lacerda LD. *PELD-CNPq: dez anos do programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração: achados, lições e perspectivas*. Recife: UFPE, p.165-196
- Allen YC, Thompson BA, Ramcharan CW (1999) Growth and mortality rates of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in the lower Mississippi River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56:748–759

- Atkinson CL, First MR, Cocich AP, Opsahl SP, Golladay SW (2011) Suspended material availability and filtration biodeposition processes performed by a native and invasive bivalve species in streams. *Hydrobiologia*. 667:191–204
- Baines SB, Fisher NS, Cole JJ (2007) Dissolved organic matter and persistence of the invasive zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) under low food conditions. *Limnology Oceanography* 52:70–78
- Barletta M, Jaureguizar AJ, Baigun C, Fontoura NF, Agostinho AA, Almeida-Val MF, Torres RA, Jimenes- Segura LF, Giarrizzo T, Fabré NN, Batista VS, Lasso C, Taphorn DC, Costa MF, Chaves PT, Vieira JP, Corrêa MFM (2010) Fish and aquatic habitat conservation in South America: a continental overview with emphasis on neotropical systems. *Journal of Fish Biology* 76:2118-2176
- Boltovskoy D, Correa N (2015) Ecosystem impacts of the invasive bivalve *Limnoperna fortunei* (golden mussel) in South America. *Hydrobiologia* 746:81–95
- Boltovskoy D, Sylvester F, Otaegui A, Leytes V, Cataldo D (2009) Environmental modulation of the reproductive activity of the invasive mussel *Limnoperna fortunei* in South America. *Austral Ecology* 34: 719-730
- Catford JA, Jansson R, Nilsson C (2009) Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions* 15: 22-40
- Colautti RIIA, Grigorovich H, MacIsaac J (2006) Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biological Invasions* 8: 1023-1037
- Cooper NL, Bidwell JR, Cherry DS (2005) Potential effects of Asian clam (*Corbicula fluminea*) die-offs on native freshwater mussels (Unionidae) II: porewater ammonia. *Journal of the North American Benthological Society* 24:381-394

- Davis MA (2003) Biotic globalization: does competition from introduced species threaten biodiversity? *Bioscience* 53: 481-489
- Dukes JS, Mooney HA (1999) Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology & Evolution* 14 (4): 135-139
- Duncan RP (2011) Propagule pressure. In Simberloff D, Rejmanek M (eds), *Encyclopedia of Biological Invasions*. University of California Press, Berkeley: 561–563
- Elton CS (1958) *The Ecology of Invasions by animals and plants*. Catalogue 6041/U. Methuen and CO LTD. Great Britain 181 pp
- Fridley JD (2011) Invasibility, of communities and ecosystems. In Simberloff D, Rejmanek M (eds), *Encyclopedia of Biological Invasions*. University of California Press, Berkeley: 356–360
- Gurevitch J, Padilla DK (2004) Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology and Evolution* 19: 470-474
- Lonsdale WM (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility. *Ecology* 80: 1522-1536.
- Nilsson C, Reidy CA, Dynesius M, Revenga C (2005) Fragmentation and flow regulation of the World's large river systems. *Science* 308: 405-408
- Oliveira MD, Calheiros DF, Jacobi CM, Hamilton SK (2011). Abiotic factors controlling the establishment and abundance of the invasive golden mussel *Limnoperna fortunei*. *Biological Invasions* 13:717–729
- Pringle CM (2001) Hydrological connectivity and the management of biological reserves: a global perspective. *Ecological and Application* 11:981-998
- Ricciardi A, MacIsaac HJ (2000) Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto- Caspian species. *Trends in Ecology & Evolution* 15 (2): 62-65

- Ricciardi A (2007) Are modern biological invasions an unprecedented form of global change? *Conservation Biology* 21: 329-336
- Rosenzweig ML (2001) The four questions: what does the introduction of exotic species do to diversity? *Evolutionary Ecology Research* 3: 361-367
- Sax DF, Gaines SD (2003) Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 561-566
- Schneider DW, Madon SP, Stoeckel JA, Spark RE (1998) Seston quality controls zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) energetics in turbid rivers. *Oecologia* 117:331-341
- Souza Filho EE, Stevaux JC. (1997) Geologia e geomorfologia do complexo Rio Baía, Curitiba, Ivinheima. In: Vazzoler, AEAM, Agostinho AA, Hahn NS. (Ed.). *A planície de inundação do Alto Rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e sócio-econômicos*. Maringá: EDUEM, 3-46p.
- Takeda AM; Mansur MCD; Fujita DS, Bibian JPR (2003) Ocorrência da espécie invasora de mexilhão dourado, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857), em dois pequenos reservatórios próximos a Curitiba, PR. *Acta Biologica Leopoldensia* 25: 251-254
- Takeda AM, Fujita DS; Fontes Jr, HM (2007). Bivalves invasores no rio Paraná, pp. 81-86. In: Santos SB (Orgs.). *Tópicos em Malacologia – Ecos do XVIII Encontro de Malacologia*. Rio de Janeiro, RJ: SBMa, XIV, 365-367p.
- Weitere M, Dahlmann J, Viergutz C, Arndt H (2008) Differential grazer-mediated effects of high summer temperatures on pico- and nanoplankton communities. *Limnology Oceanography* 53:477-486
- Yanger LA, Dixon MD, Cowman TC, Soluk DA (2013) Historic changes (1941- 2008) in side channel and backwater habitats on an unchannelized reach of the Missouri River. *River Research and Application* 29: 493-501

2 FATORES QUE INFLUENCIAM A INVASIBILIDADE DE *LIMNOPERNA FORTUNEI* (MEXILHÃO-DOURADO) EM AMBIENTES DE PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL

RESUMO

A invasão biológica é uma das maiores preocupações para a conservação da biodiversidade global. Muitos ambientes podem ser mais susceptíveis a invasão, principalmente os ambientes que ocorreram impactos antrópicos. As mudanças na resistência ambiental juntamente com a facilidade de dispersão de propágulos são os principais fatores que faz com que cada vez mais espécies invasoras dispersem em diferentes ecossistemas. *Limnoperna fortunei* é um bivalve originário da China que foi introduzido na América do Sul através de água de lastro de navios, e rapidamente colonizou diversos corpos aquáticos. Desde sua invasão inúmeros trabalhos são realizados a fim de detectar quais os fatores são responsáveis pelo sucesso ou falha no seu estabelecimento. Neste contexto, analisamos a dinâmica populacional desta espécie invasora na planície aluvial do alto rio Paraná comparando os padrões encontrados em outras regiões, além de identificar quais filtros inibe a colonização de cada classe etária nos diferentes graus de invasibilidade ambiental. Dentre os ambientes, os lênticos demonstraram possuir baixa invasibilidade a colonização e estabelecimento de *L. fortunei*. Entretanto, ambientes que possuem alta porcentagem de seixo e conseqüentemente alta oxigenação, além de altos valores de turbidez e fósforo total são as condições adequadas de nicho para que ocorra maior probabilidade de ocorrência desse invasor. Conclui-se que estas variáveis aumentam a probabilidade de ocorrência de *L. fortunei*, pois refletem não apenas as condições propícias para o desenvolvimento principalmente nas classes etárias iniciais, mas as condições para o desenvolvimento do principal alimento para esses bivalves filtradores, o fitoplâncton. Estas condições fazem com que esse invasor consiga não apenas colonizar e se estabelecer no ambiente, mas desenvolver se até classes etárias com comprimento valvar maior.

Palavras-chave: usinas hidroelétricas, resistência ambiental, colonização, bivalves límnicos, r_estrategista.

FACTORS THAT INFLUENCE THE INVASIVENESS OF *LIMNOPERNA FORTUNEI* (GOLDEN MUSSEL) IN NEOTROPICAL FLOODPLAIN ENVIRONMENTS

ABSTRACT

Biological invasion is a major concern for the conservation of global biodiversity. Many environments may be more susceptible to invasion, especially the environments that occurred human impacts. The changes in environmental resistance together with dispersion facility are the main factors that cause invasive species dispersion in different ecosystems. *Limnoperna fortunei* is a bivalve from China, which was introduced in South America through ship ballast water, and quickly colonized various water bodies. Since its invasion numerous works are performed in order to identify which factors are responsible for the success or failure of its establishment. In this context, we analyze the population dynamics of this invasive species in the Upper Paraná River floodplain comparing the patterns found in other regions, and we aim to identify which filters inhibits the colonization of every age group in different degrees of environmental invasiveness. Among the environments, the lentic ones demonstrated to have low invasiveness colonization and establishment of *L. fortunei*. However, environments that have high percentage of pebble and consequently high oxygenation, besides high turbidity values and total phosphorus, are the appropriate conditions niche for the occurrence of the highest probability of occurrence of this invader. We conclude that these variables increase the probability of occurrence of *L. fortunei*, since they reflect not only the conditions for the development, mainly in the initial age groups, but the conditions for the development of the main food resources for these filter feeders bivalves, the phytoplankton. These conditions make with this invader not only colonize and establish in the environment, but to develop until age classes with larger valve length.

Keywords: hydroelectric dams, environmental resistance, colonization, freshwater bivalve, r_strategist.

2.1 INTRODUÇÃO

A invasão biológica é um fenômeno complexo, e seus impactos negativos intensificaram-se enormemente nas últimas décadas (Jenkins 2003; Essl et al. 2011; Vitule et al. 2012; Simberloff et al. 2013). Os desafios envolvidos na prevenção de novas invasões podem ser particularmente difíceis para os países emergentes ou em desenvolvimento como o Brasil, pois as medidas preventivas estão sujeitas às pressões econômicas (Vitule et al. 2009; Lovei et al. 2012).

No entanto, a introdução de espécies invasoras é uma das principais causas para a perda de biodiversidade (Karatayev et al. 2009), principalmente em ambientes aquáticos devido à sua maior vulnerabilidade à invasão quando comparados aos ecossistemas terrestres (Ricciardi e Rasmussen 1999). Ecossistemas aquáticos estão propensos à maior facilidade de invasão, pois apresentam menor resistência dos filtros abióticos e bióticos (Catford et al. 2009; Fridley 2011; Duncan 2011).

Essa capacidade ou incapacidade do ambiente em permitir o estabelecimento de uma espécie é denominada invasibilidade. Assim, este termo descreve a susceptibilidade de um ambiente para a colonização e o estabelecimento de novas espécies (Levine e D'Antonio 1999; Lonsdale 1999; Davis et al. 2000).

Muitas vezes é difícil determinar se um ambiente apresenta maior ou menor vulnerabilidade à invasão, pois os filtros abióticos ou bióticos são diretamente afetados pela pressão de propágulos, bem como pelas características próprias de cada espécie (Lonsdale 1999; Colautti et al. 2006). Essas variações podem confundir a interpretação dos padrões de invasão, incluindo aqueles relacionados à invasibilidade (Alpert et al. 2000; Prieus-Richard e Lavorel 2000; Shea e Chesson 2002).

Em muitos ecossistemas aquáticos as modificações decorrentes de inúmeras construções de reservatórios, que formam um sistema de cascatas alteraram os regimes de cheia e seca e, conseqüentemente, as variáveis físicas e químicas dos ambientes como verificado na planície aluvial do alto rio Paraná (Souza-Filho e Stevaux 1997; Agostinho et al. 2013).

Essas mudanças nos fatores abióticos resultam em importantes alterações nas relações ecológicas dentro desses ecossistemas (Ricciardi e MacIsaac 2000; Kolar e Lodge 2002; Strayer 2012), concomitantemente favoreceram o surgimento de muitas espécies invasoras na planície como: *Urochloa subquadriflora* (Trin.) R.D. Webster, 1931 (Agostinho et al. 2005),

Hydrilla verticillata (L.F.) Royle (Souza 2011), *Daphnia lumholtzii* Sars, 1885 (Simões et al. 2009), e os bivalves *Corbicula fluminea* Müller, 1774 (Takeda et al. 2007) e *Limnoperna fortunei* Dunker, 1857 (Takeda et al. 2003).

A introdução de *L. fortunei* na América do Sul em 1991 é atribuída principalmente ao transporte de água de lastro de navios comerciais vindos do continente asiático (Pastorino et al. 1993; Darrigran e Pastorino 1995). Seus efeitos, tanto econômicos quanto na biota aquática são tão devastadores como os verificados para *Dreissena polymorpha* PALLAS 1771 na América do Norte (Darrigran e Pastorino 1995; Darrigan 2002; Astanei et al. 2005; May et al. 2006, Karatayev et al. 2010). Atualmente, a distribuição de *L. fortunei* abrange a Argentina, Bolívia, Brasil, Paraguai e Uruguai (Mansur et al. 2003; Takeda et al. 2003; Oliveira et al. 2006).

Esses bivalves apresentam grandes densidades com mais de 200.000 ind/m² dominando totalmente a fauna bentônica (Sylvester et al, 2007; Spaccesi e Rodrigues 2012). No plâncton, a densidade de suas larvas pode superar as de cladóceros e copépodos, que resultam em uma constante dispersão de propágulos em ambientes aquáticos (Boltovskoy et al. 2006; Paolucci et al. 2007; Boltovskoy et al. 2009).

Neste contexto, analisamos as dinâmicas populacionais de *L. fortunei* ao longo de 13 anos de estudos, desde seu primeiro registro na planície aluvial do alto rio Paraná, com objetivo de responder duas questões principais. Primeiramente, nos focamos em avaliar a expansão de colonização desta espécie invasora e verificar se sua dinâmica populacional segue o mesmo padrão verificado em outros locais. Em um segundo momento, definir quais os fatores ambientais são importantes nas probabilidades de ocorrência de *L. fortunei* em um determinado local e, como esses fatores influenciam as diferentes classes etária da espécie nos diferentes ambientes invadidos.

Em ambos os casos, esperamos que as diferenças ambientais encontradas nessa planície ajam como filtros no sucesso de colonização e no desenvolvimento dessa espécie, determinando diferenças na dinâmica populacional entre os diferentes graus de invasibilidade ambientais.

2.2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.2.1 Área de estudo

O alto rio Paraná é uma área de importância ecológica, uma vez que fornece um mosaico de habitats aquáticos, terrestres e de transição, onde as diferenças físicas e químicas criam uma grande heterogeneidade e diversidade biológica (Thomaz et al. 2007). Esta região é caracterizada pela presença de uma ampla planície que abrangia originalmente 480 km de comprimento (cerca de 802.150 km²), no entanto, após a construção da Usina Hidroelétrica de Porto Primavera (1998) sua extensão foi reduzida para 230 km (Agostinho et al. 2008).

O estudo foi desenvolvido na planície de inundação do alto rio Paraná inserido em um projeto maior, intitulado: “A planície de inundação do Alto rio Paraná”- Programa Ecológico de Longa Duração (PELD), em 12 diferentes ambientes: rio Paraná, ressaco do Pau- Véio, lagoa das Garças, lagoa do Osmar, rio Baía, lagoa Fechada, lagoa Guaraná, canal Curutuba, rio Ivinhema, lagoa dos Patos, lagoa Ventura, canal Ipoitã (Fig. 1).

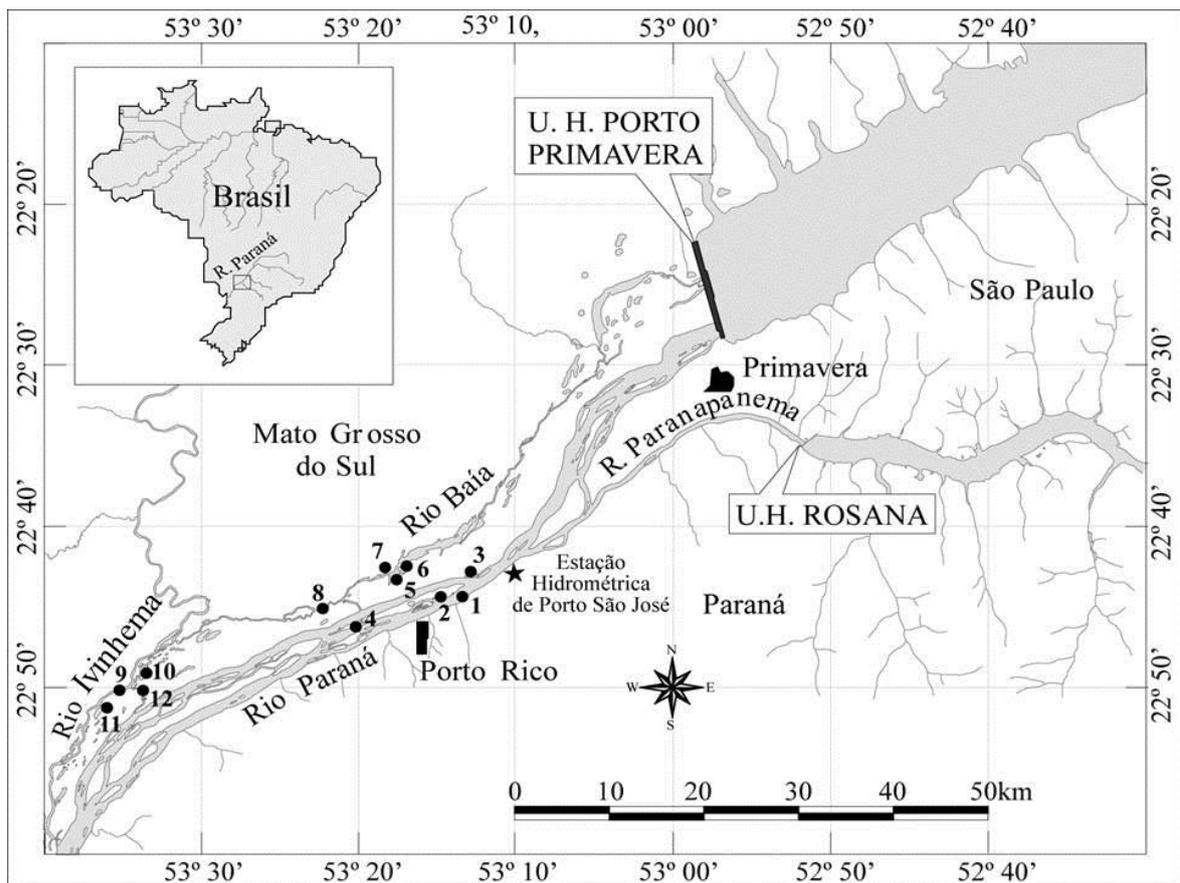


Fig. 1. Localização das estações de coleta. 1- rio Paraná, 2- ressaco do Pau Véio, 3- lagoa das Garças, 4- lagoa do Osmar, 5- rio Baía, 6- lagoa Fechada, 7- lagoa Guaraná, 8- canal Curutuba, 9- rio Ivinhema, 10- lagoa dos Patos, 11- lagoa Ventura, 12- canal Ipoitã.

2.2.2 Coleta de dados

As amostras para o estudo da invasão de *L. fortunei* foram coletadas entre 2000 e 2012 com intervalos quadrimestrais em 2001, semestrais em 2003 e trimestrais nos demais anos. Em cada ambiente, três pontos foram amostrados ao longo de uma linha imaginária de uma margem para outra, onde se coletaram as regiões marginais e a região central. Quatro amostras foram coletadas em cada ponto usando uma draga tipo Petersen modificado (0,0345 m²), sendo três para análise biológica e uma para análise da composição granulométrica e estimativa do teor de matéria orgânica. As amostras do material biológico foram armazenadas em galões e posteriormente, lavadas em um sistema de peneiras com malhas de tamanho decrescente (2,0; 1,0 e 0,2 mm). O material retido na peneira de 0,2 mm foi fixado em álcool 80% e triado sob um microscópio estereoscópico.

Durante a lavagem e a triagem do material biológico foram encontrados 15.818 indivíduos de *L. fortunei*. Todos os indivíduos foram mensurados em relação ao comprimento valvar (mm), sendo que indivíduos maiores que 2 mm foram mensurados com o auxílio de um paquímetro digital enquanto que indivíduos comprimento inferior a 2 mm foram mensurados sob microscópio estereoscópico acoplado com régua.

Para determinar as condições ambientais que afetam as populações de *L. fortunei* foram analisadas as variáveis ambientais que podem influenciar as ocorrências desse invasor. Dessa forma, para as análises dos padrões de ocorrência da espécie invasora, utilizamos: variáveis limnológicas (pH, condutividade, turbidez, nível hidrométrico, temperatura, alcalinidade, oxigênio dissolvido e concentrações de nitrogênio e fósforo totais) e composição do substrato composto pelas porcentagens de seixos (seixos e grânulos), areias grossa (areia grossa, muito grossa), areia fina (areia média, fina e muito fina) e lama e teor de matéria orgânica do substrato). As variáveis que indiretamente indicam a disponibilidade de recursos alimentares como, material total em suspensão, material orgânico e inorgânico em suspensão e concentração de clorofila foram selecionadas.

Os valores das variáveis limnológicas assim como as concentrações dos recursos alimentares para *L. fortunei* foram mensurados com potenciômetros digitais. As medidas de composição granulométrica foram realizadas segundo a escala de Wentworth (1922). As porcentagens de matéria orgânica foram determinadas a partir da queima de 20g de material seco em mufla a 560 °C por aproximadamente 4 horas. Para verificar os níveis hidrométricos e os períodos de águas altas e baixas utilizou-se a média das medições (manhã e tarde) do rio Paraná, na base de Porto Rico-PR.

2.2.3 Nível hidrométrico

Segundo Souza Filho (2009), os períodos de cheias na planície de inundação são definidos através das métricas do rio Paraná e extrapolados para toda a planície. Portanto, segundo esse autor a cheia para os ambientes do rio Paraná e Baía atinge quando o nível hidrométrico está acima de 3,5 m e para os ambientes do rio Ivinhema acima de 4,6 m e cheia total da planície de inundação superior a 6 m.

2.2.4 Análises estatísticas

Como a invasão de *L. fortunei* na planície de inundação do alto rio Paraná é recente, consideramos que a chegada da espécie em um determinado local desta planície depende de fatores extrínsecos à capacidade do ambiente em suportar ou não a espécie (isto é, a presença da espécie pode ser devida a eventos de inundação ou mesmo via antrópica). Dessa forma, para cada ambiente, consideramos como o ponto de partida das variações populacionais em um determinado local, os meses imediatamente anteriores ao primeiro registro da espécie e utilizamos esse critério como vetor de incidências da espécie em um determinado local. Para análise dos padrões de distribuição e colonização de *L. fortunei* nos ambientes amostrados, utilizamos as médias do comprimento valvar dos indivíduos coletados ao longo dos 13 anos de amostragens. Ambientes em que houve apenas um registro de *L. fortunei* ao longo do período amostrado foram retirados das análises, pois podem representar registros acidentais.

Para definir quais variáveis podem ter influenciado as densidades durante os 13 anos de amostragens em diferentes ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná, foi realizado o critério de seleção de Akaike (Burnham e Anderson 2002), entre as variáveis ambientais e o vetor de incidência de *L. fortunei*. Foi testada previamente a multicolinearidade entre as variáveis ambientais de acordo com o Fator de Inflação da Variância, no qual variáveis com valores superiores a 10 (oxigênio dissolvido (%) e material em suspensão total) foram removidas.

A partir dos modelos gerados pelo critério de Akaike, foram selecionados os modelos com Delta AICc menores que 2. Destes, o melhor modelo foi constituído pelas variáveis incluídas em pelo menos 50% das combinações geradas. Para a visualização gráfica das regressões logísticas. A análise de multicolinearidade foi realizada pelo pacote packfor (Dray et al. 2009) no Programa R. A seleção de variáveis pelo critério de Akaike foi utilizada software SAM 4.0 (Rangel et al. 2010).

Com as variações das densidades ao longo dos 13 anos de amostragens, as fases da dinâmica populacional de *L. fortunei* foram categorizadas, baseado no modelo de Darrigran e Damborenea (2006) (Anexo1), resultando em períodos distintos: **F1**= fase de chegada, entre 2000 e primeiro semestre de 2003, **F2**= fase de reprodução intensa, entre segundo semestre de 2003 e primeiro semestre de 2004, onde ocorreu o primeiro pico de densidades, **F3**= fase de resistência ambiental, relativo à fase de redução drástica de densidades, período entre o segundo semestre de 2004 e o primeiro de 2005, **F4**= fase de estabelecimento, entre segundo semestre de 2005, 2006, 2007 e primeiro semestre de 2008 onde houve a oscilação em torno da capacidade de suporte, **F2'**=segunda fase de reprodução intensa, entre segundo semestre de 2008 e primeiro semestre de 2009, e **F3'**= segunda fase de resistência ambiental, entre o segundo semestre de 2009, 2010, 2011 e 2012.

Para determinar possíveis relações entre as variáveis selecionadas pelo critério de Akaike e os picos de densidade de *L. fortunei* análises de variância foram realizadas entre as variáveis ambientais e os períodos categorizados acima. Como as variáveis ambientais possuem unidades de medidas distintas, realizamos uma padronização das mesmas de acordo com a transformação dos dados de acordo com a distribuição da normal padronizada ($\mu = 0$ e $\sigma = 1$) através da função *decostand* presente pacote *vegan* (Oksanen et al. 2013) do software estatístico R (R Core Team 2012). As análises de variâncias, assim como o gráfico para visualização dos resultados foram realizadas no software Statistica 7.0 (Statsoft 2005).

Para determinar quais variáveis ambientais tornam um ambiente mais propenso à invasibilidade às maiores probabilidades de ocorrência de *L. fortunei*, análises de regressão logísticas foram então realizadas entre as variáveis ambientais selecionadas pelo critério de Akaike (Burnham e Anderson 2002), seguindo os mesmos pressupostos utilizados anteriormente. Para a visualização gráfica das regressões, as variáveis ambientais foram padronizadas de acordo com a transformação dos dados de acordo com a distribuição da normal padronizada ($\mu = 0$ e $\sigma = 1$) através da função *decostand* presente pacote *vegan* (Oksanen et al. 2013) do software estatístico R (R Core Team 2012).

A forma da parcela violino (em cinza) representa a densidade de dados foram estimados pelo método do Kernel, através do pacote *vioplot* (Adler 2005) no Programa R (R Core Team 2012). Na representação gráfica da análise, o ponto branco representa o valor médio, o segmento de linha grossa ilustra a gama interquartil entre o primeiro e o terceiro quartil, e a linha fina representa o intervalo de dados sem *outliers*.

A partir das mensurações de *L. fortunei*, elaboramos classes de acordo com os comprimentos valvares. *larvas* (0,02 a 0,49 mm) (Santos et al. 2005), *juvenis* (0,5 a 5,00 mm)

segundo Damborenea e Penchaszadesh, (2006), *classe etária 1* (5,10-9,50 mm), *classe etária 2* (9,51-17,00 mm) e *classe etária 3* (>17,01) segundo Darrigran e Maroñas (2002).

Para a determinação da probabilidade de ocorrências das classes de tamanhos de *L. fortunei* de acordo com as características ambientais dos locais invadidos utilizamos regressões logísticas entre a matriz de ocorrência das classes de tamanhos e as variáveis ambientais. Para evitar a multicolinearidade entre as variáveis ambientais, removemos aquelas com VIF superior a 10. A partir deste teste, as variáveis de porcentagem de areia e material total em suspensão foram removidas da matriz ambiental.

A análise de multicolinearidade foi realizada pelo pacote packfor (Dray et al. 2009) no Programa R. Para as demais variáveis, um subconjunto de variáveis explanatórias foi selecionado através do método de Blanchet et al. (2008). Este procedimento de seleção é realizado em dois passos para controlar a probabilidade de erros Tipo I e superestimação da variância. Para a seleção de Blanchet, a matriz biológica foi corrigida pela transformação de Hellinger enquanto que as variáveis da matriz ambiental foram padronizadas. As correções dos dados, assim como a seleção de Blanchet foram realizadas pelo pacote Vegan (Oksanen et al. 2013) no Programa R. As análises de regressão logísticas, assim como a confecção dos gráficos entre as variáveis selecionadas pelo método de Blanchet e a matriz de ocorrência das classes de tamanhos foram realizados no software Statistica 7.0 (Statsoft 2005). Para a validação do modelo de regressão logística múltipla foi realizada uma análise de variância do modelo cheio, baseado em 999 permutações.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Dispersão de propágulos- nível hidrométrico

Durante os 13 anos de amostragem foram registrados apenas quatro grandes cheias, capazes de inundar todos os ambientes da planície do alto rio Paraná (nível hidrométrico acima de 6 m) (Fig. 2). Tais eventos são importantes para a dispersão de *L. fortunei* para ambientes isolados. Entretanto, nos demais anos, ocorreram cheias moderadas e locais (níveis entre 4 m e 5 m), capazes de inundar apenas ambientes adjacentes aos canais principais, como rio Paraná e rio Ivinhema, que podem limitar a capacidade de dispersão dessa espécie.

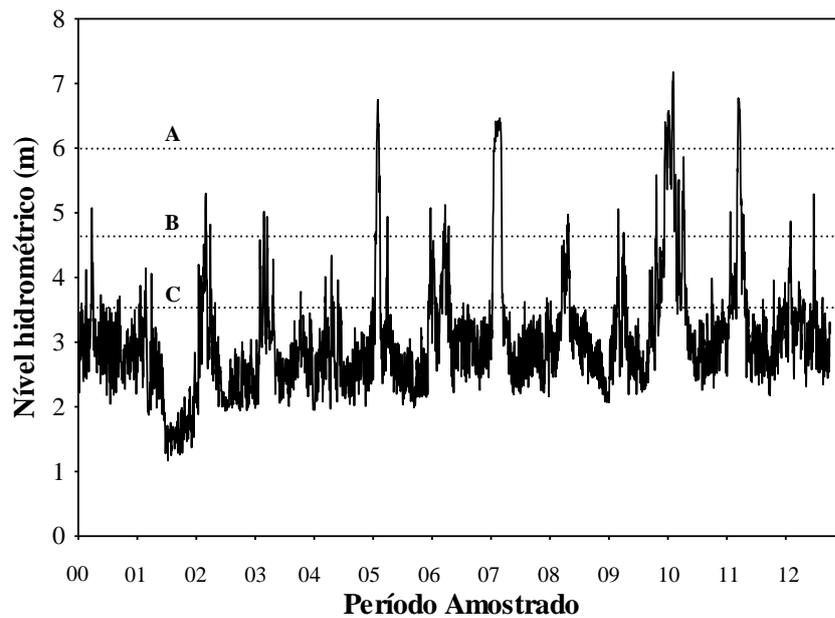


Fig. 2. Nível hidrométrico do rio Paraná ao longo dos 13 anos de amostragem. A linha pontilhada representa os níveis de transbordamento (A) do rio Paraná capaz de inundar toda a planície (B) para os ambientes do rio Ivinhema (C) para os ambientes do rio Paraná.

2.3.2 Dinâmica populacional - densidade total

O primeiro registro de *L. fortunei* na planície de inundação do alto rio Paraná em 2003 foi pontual, sendo observado no rio Ivinhema. Após esse primeiro registro, a espécie se dispersou rapidamente, alcançando o maior número de pontos e ambientes em 2009 (Fig. 3A). Verificamos a ocorrência de *L. fortunei* em 11 dos 12 ambientes amostrados, com apenas a lagoa Fechada o ambiente que nunca foi registrada a ocorrência desse invasor em bentos. A colonização da espécie ocorreu em apenas 25 dos 36 pontos amostrados, portanto, não foi homogênea nesses ambientes. O pico de locais invadidos em 2009 coincidiu com a maior densidade registrada ao longo do estudo (Fig. 3B), onde se observou a presença de muitos indivíduos pequenos, a maioria sendo considerados juvenis (tamanho médio de 4,94).

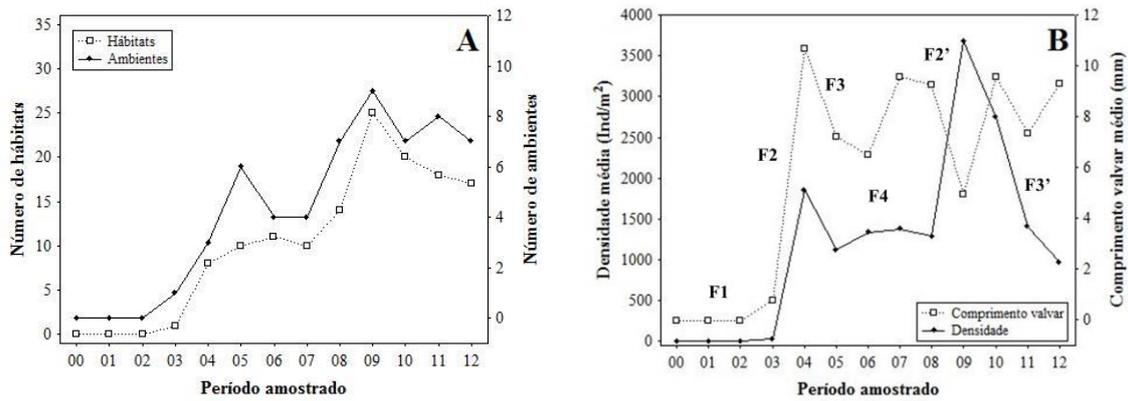


Fig. 3. A) Número de ocorrências de *L. fortunei* pelos habitats e ambientes e B) Densidade e comprimento médios dos indivíduos de *L. fortunei* ao longo dos 13 anos amostrados na planície aluvial do alto rio Paraná. (F1=fase de chegada, F2= fase de explosão populacional, F3= fase de resistência ambiental, F4= fase de estabelecimento, F2'=segunda fase de explosão populacional, F3'= segunda fase de resistência ambiental).

2.3.3 Fases de colonização

A partir do critério de seleção de variáveis de Akaike, o melhor modelo que explica as densidades de *L. fortunei* ($AIC = 3372,54$ e $R^2 = 0,15$) foi constituído pelas variáveis: porcentagem de seixos, porcentagem de areias, nível hidrométrico, oxigênio dissolvido e material inorgânico em suspensão. Dentre essas, foram significativas as variáveis porcentagens de seixos e o nível hidrométrico (Tabela 1). Em geral, nas duas fases com reprodução intensa houve a diminuição da maioria das variáveis, exceto o nível hidrométrico que teve elevados valores na segunda fase de reprodução intensa. (Fig. 4).

2.3.4 Filtros ambientais e densidade total

Dentre as variáveis selecionadas nível hidrométrico e porcentagem de seixos foram as obtiveram $p < 0,05$ (Tabela 1). Porém nas fases de explosão populacional (F2 e F2') todas as variáveis tiveram os menores valores registrados, com destaque apenas para o aumento do nível hidrométrico na segunda fase de explosão (F2') (Fig. 4).

Tabela 1. Resultados das Análises de Variância realizadas entre as variáveis ambientais selecionadas pelo critério de Akaike e os anos categorizados de acordo com os períodos de picos de densidade de *L. fortunei*.

	$F_{(5,248)}$	P
Porcentagem de Seixos	2,43	0.03
Porcentagem de Areia	0.23	0.94
Nível hidrométrico	10.50	<0.01
Oxigênio Dissolvido	0.87	0.49
Matéria Suspensão Inorgânica	0.66	0.65

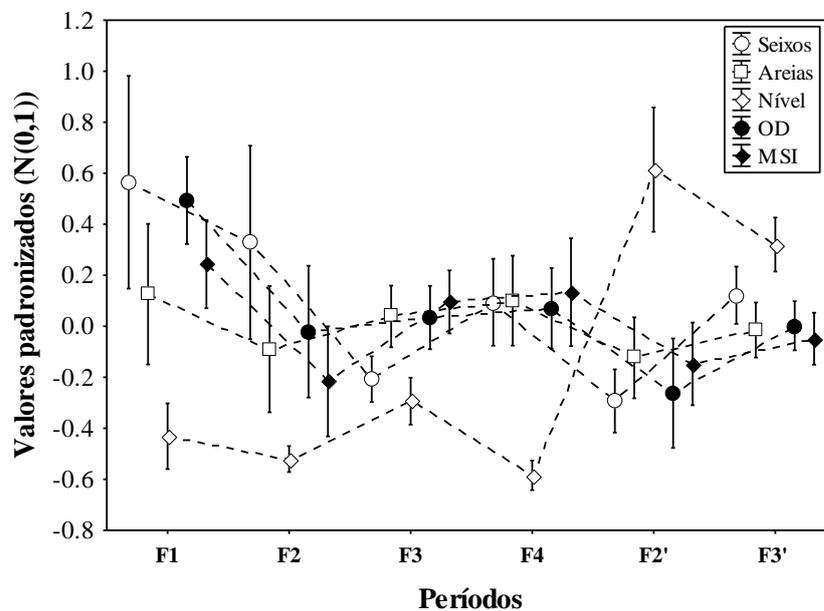


Fig. 4. Média e erro padrão das variáveis ambientais selecionadas pelo critério de Akaike de acordo com os períodos de densidade de *L. fortunei* na planície de inundação do alto rio Paraná. (F1=fase de chegada, F2= fase de explosão populacional, F3= fase de resistência ambiental, F4= fase de estabelecimento, F2'=segunda fase de explosão populacional, F3'= segunda fase de resistência ambiental).

2.3.5 Filtros ambientais e população de *L. fortunei*

Para explicar a incidência de *L. fortunei* nos locais e períodos amostrados, utilizou-se o critério de seleção de Akaike. As variáveis selecionadas: seixos, matéria orgânica do substrato, turbidez, material inorgânico em suspensão e nitrogênio total mostraram a menor AIC (AIC = 309,15 e $R^2 = 0,25$). Os resultados das regressões logísticas realizadas com o vetor de incidências de *L. fortunei* em um modelo conceitual com as probabilidades de ocorrência da espécie em função dos gradientes ambientais das variáveis selecionadas (Fig. 5).

A partir desses resultados, observamos maior probabilidade de ocorrência do invasor com o aumento das porcentagens de seixos ($\chi^2 = 31,43$; $p < 0,01$) e material inorgânico em suspensão ($\chi^2 = 2,53$; $p = 0,11$). Por outro lado, a probabilidade de ocorrência de *L. fortunei* reduz com o aumento das concentrações de matéria orgânica do sedimento ($\chi^2 = 36,19$; $p < 0,01$) e turbidez da água ($\chi^2 = 2,07$; $p = 0,15$). O modelo para o gradiente de nitrogênio total ($\chi^2 = 0,14$; $p = 0,70$) por sua vez não foi eficaz para prever as probabilidades de ocorrências da espécie.

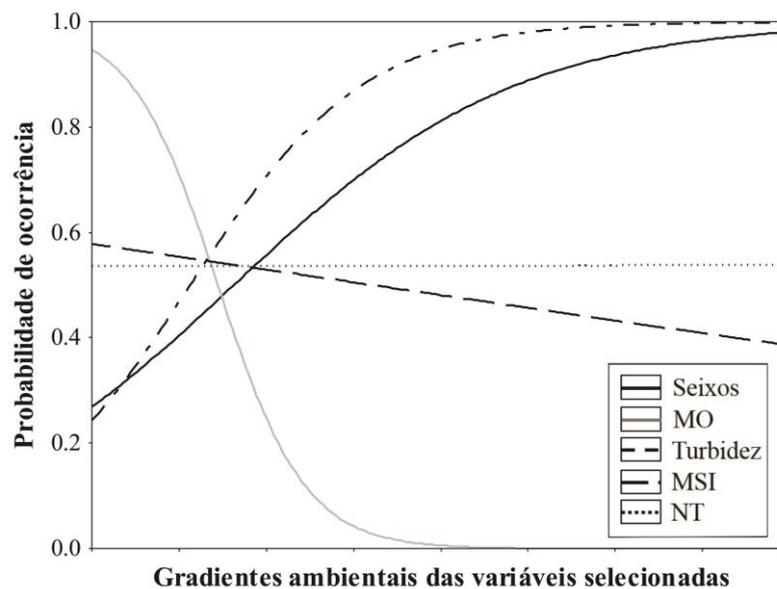
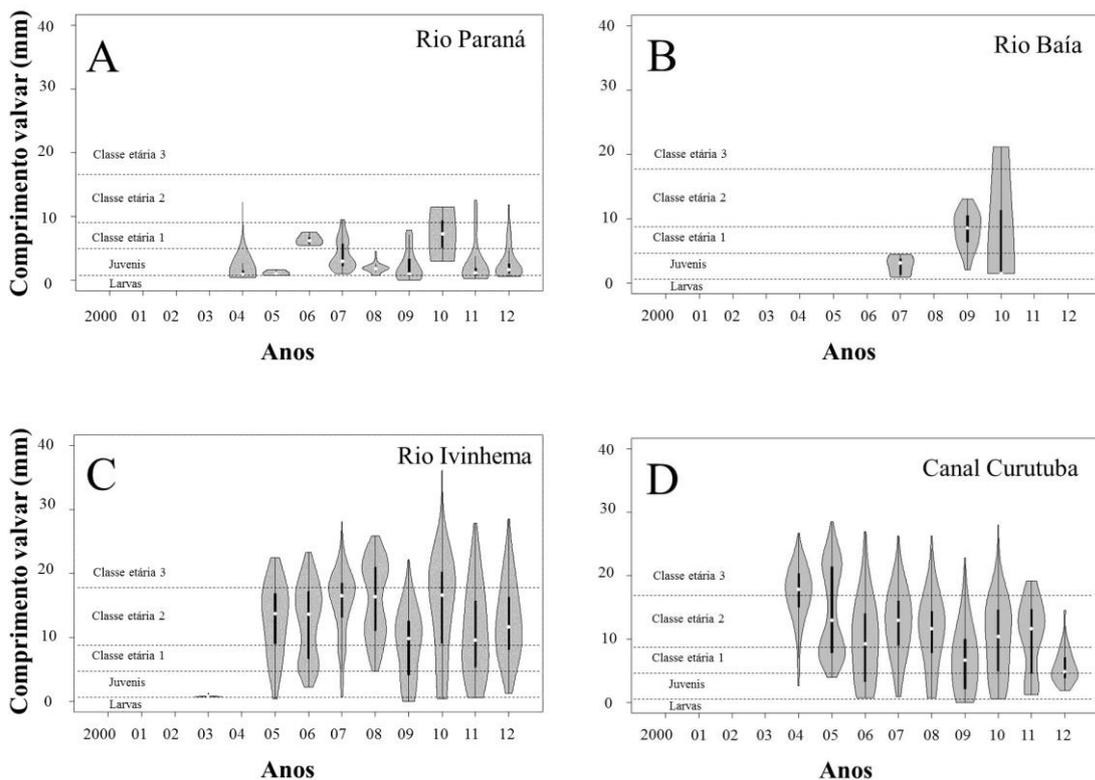


Fig. 5. Modelo da probabilidade de ocorrência de *L. fortunei* em função das variáveis ambientais selecionadas pelo critério de Akaike. MO = matéria orgânica do substrato; MSI = material em suspensão inorgânico e NT = nitrogênio total.

2.3.6 Dinâmica populacional-pirâmide etária

A partir da distribuição de frequências do comprimento valvar de *L. fortunei* através do método de Kernel foram verificadas diferenças nos padrões de tamanhos valvares dos indivíduos nos diferentes ambientes e anos amostrados. As populações de *L. fortunei* no rio Paraná (Fig. 6A) e no canal Ipoitã (Fig. 6E) mantiveram-se com tamanhos valvares inferiores aos demais locais, sem atingir a classe etária 3. Apenas no rio Ivinhema e no canal Curutuba as populações de *L. fortunei* mantiveram-se estáveis após o estabelecimento inicial, e apresentaram altas densidades em todas as categorias de desenvolvimento (Figs. 6C e 6D). Na lagoa Ventura foram observados apenas alguns propágulos larvais em períodos distintos (Fig. 6H). Ambientes lóticos, lagoa das Garças e ressaco do Pau-Véio e semi lóticos como rio Baía, as populações apresentam altas densidades com representante em todas as categorias, porém esporádica (Figs 6B, 6F e 6G). Nas lagoas Osmar Guaraná e Patos *L. fortunei* foi registrada apenas uma vez e nenhum na lagoa Fechada .



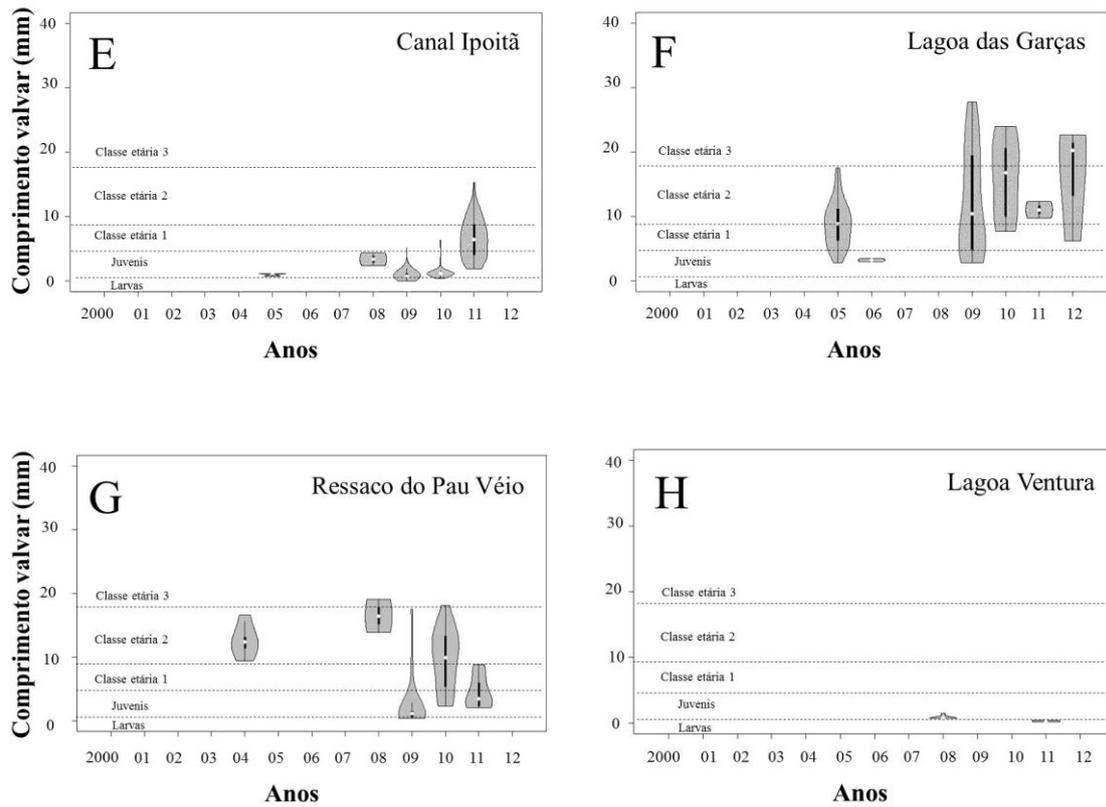


Fig. 6. Distribuição de frequência do comprimento valvar (mm) entre os oito ambientes com presença de *L. fortunei* nos 13 anos de amostragem.

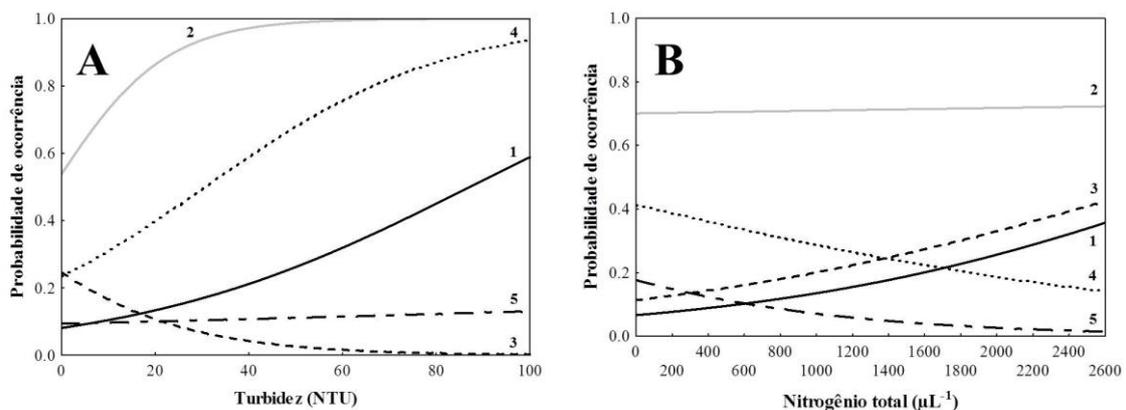
2.3.7 Filtros ambientais pelas classes etárias

A partir do método de seleção de modelos proposto por Blanchet et al. (2008), a ocorrência das classes de tamanho de *L. fortunei* foi explicada significativamente ($R^2_{ajust.} = 0,10$ e $p < 0,05$) pelas variáveis: turbidez, nitrogênio total, fósforo total, seixos, lama e clorofila. A partir da análise de regressão logística os valores obtidos entre as categorias de desenvolvimento de *L. fortunei* e as variáveis físicas e químicas da água selecionadas pelo método de Blanchet et al (2008) ao longo dos ambientes e anos amostrados (Tabela 2).

Tabela 2. Valores das análises de regressão logística realizadas entre as ocorrências das classes de tamanho de *L. fortunei* e as variáveis físicas e químicas da água pré-selecionadas pelo método de Blanchet et al. (2008). **Turb.** = Turbidez, **NT**= nitrogênio total, **PT**= fósforo total, **Clor.**=clorofila-a.

		Classes de tamanho (mm)				
		Larvas	Juvenis	Classe etária 1	Classe etária 2	Classe etária 3
Turb.	χ^2	2,77	12,53	3,83	7,05	0,03
	<i>p</i>	0,09	<0,05	<0,05	<0,05	0,86
NT	χ^2	1,13	0,01	1,09	0,93	1,08
	<i>p</i>	0,27	0,92	0,29	0,33	0,29
PT	χ^2	0,57	14,88	0,16	5,40	0,01
	<i>p</i>	0,47	<0,05	0,69	<0,05	0,73
Seixos	χ^2	2,82	4,08	0,01	5,87	0,53
	<i>p</i>	0,09	<0,05	0,98	<0,05	0,46
Lama	χ^2	0,31	0,49	5,79	2,12	0,40
	<i>p</i>	0,57	0,48	<0,05	0,14	0,52
Clor.	χ^2	0,28	0,37	0,01	2,60	4,43
	<i>p</i>	0,59	0,54	0,94	0,10	<0,05

As probabilidades de ocorrência das diferentes classes de tamanhos de *L. fortunei* variaram consideravelmente entre os gradientes ambientais selecionados (Fig. 7). O modelo com as variáveis selecionadas foi estatisticamente significativo ($p < 0,01$). Entre as variáveis ambientais selecionadas, turbidez foi a qual teve mais categorias com valores significativos ($p < 0,05$) onde a probabilidade de ocorrência é relacionada positivamente entre turbidez e juvenis e classe etária 2 e negativamente com a classe etária 2 (Fig. 7A). O fósforo total e seixos tiveram influência positiva entre a probabilidade de ocorrência com as categorias juvenis e classe etária 2 e lama com a classe etária 1 (Fig 7C, 7D). A única variável que foi significativa para classe etária 3 foi a clorofila com relação positiva com a probabilidade de ocorrência (Fig. 7F).



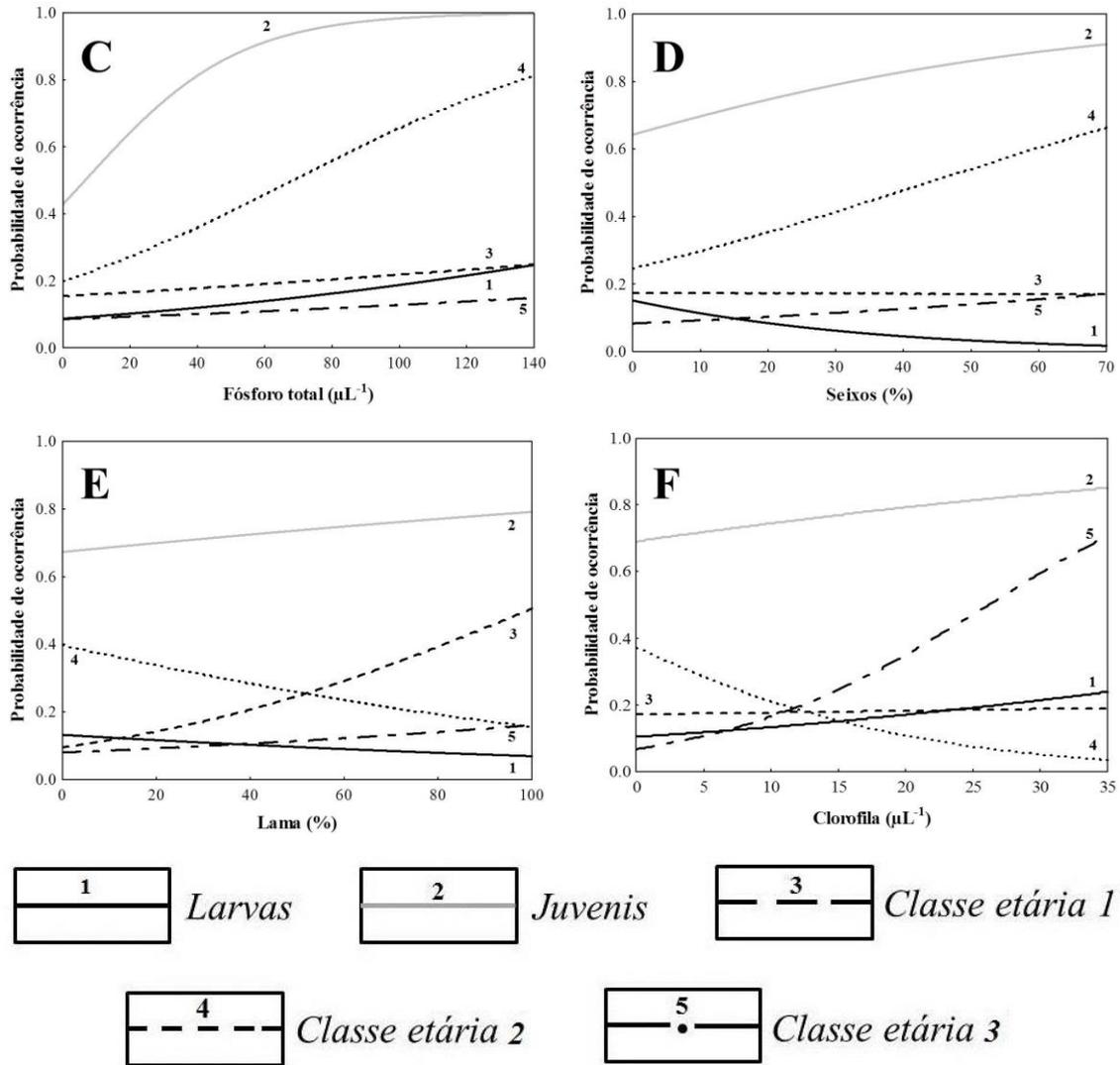


Fig. 7. Probabilidade de ocorrência das classes de tamanhos de *L. fortunei* em função dos gradientes ambientais das variáveis físicas e químicas selecionadas.

2.4 DISCUSSÃO

Nosso trabalho vem a compilar dados de 13 anos de monitoramento de *L. fortunei* em uma planície aluvial Neotropical, com conhecimento de quais ambientes têm maior invasibilidade, quais são os filtros ambientais existentes nesta planície além de verificar o que é necessário para os estágios seguintes. Ricciardi e Rasmussen (1998), Devin e Beisel (2007), Oliveira (2011), Boltovskoy e Correa (2015) enfatizaram a necessidade de vincular o sucesso dessa espécie invasora em sistemas fluviais e as condições de habitat necessárias para sua colonização e estabelecimento e para aprimorar o conhecimento das suas exigências biológicas e ecológicas.

Durante os anos amostrados, houve quatro períodos de cheias que atingiram todos ambientes estudados da na planície de inundação do alto rio Paraná, que conectando todos os ambientes estudados, além de outras que conectaram os ambientes do rio Ivinhema e Paraná. Portanto, todos os ambientes tiveram oportunidades de receber as larvas plânctônicas de *L. fortunei* e de estabelecerem, porém alguns ambientes demonstraram baixa invasibilidade com um ou nenhum registro e em outros essa espécie mostrou dificuldades para se estabelecer.

Na planície de aluvial houve um padrão na dinâmica populacional diferente para *L. fortunei* daquele proposto para reservatórios por Darrigran e Damborenea (2006). Segundo esses autores, a espécie invasora teoricamente apresenta um período de repouso, pânico, freio e por último equilíbrio oscilatório em torno da capacidade de suporte. Na planície aluvial, esta espécie registrou dois períodos com reprodução intensa ao invés de apenas um como verificado em reservatórios, esse padrão mostra que a planície de inundação é um ambiente menos favorável que reservatórios para o estabelecimento de *L. fortunei*. Essas diferenças fortificam as premissas de Boltovskoy et al. (2006), Cataldo et al (2012) e Boltovskoy et al. (2013) de que a dinâmica dessa espécie invasora pode assumir padrões populacionais diferenciados, devido às diferenças ambientais peculiares a cada região e tipo de ambiente.

A primeira fase de explosão populacional ocorreu em 2004 caracterizado pelas altas densidades de indivíduos maiores. Nesse período as ausências de grandes cheias ocasionadas pelo início do represamento da Usina de Porto-Primavera provavelmente favoreceu o crescimento da espécie com indivíduos de maior porte. Oliveira et al. (2011) demonstra que para essa espécie na planície do Pantanal no rio Paraguai as depleções de oxigênio ocasionadas pelas cheias geram altos índices de mortalidade de adultos. Portanto, estas constatações mostram a importância dos períodos de cheias em planícies de inundação como um filtro ambiental inibidor do estabelecimento de *L. fortunei*, principalmente para classes etárias maiores.

Em 2009 a segunda fase de explosão populacional foi mais acentuada, com altas densidades de indivíduos com menor tamanho valvar. Tanto na primeira fase quanto na segunda, essas explosões populacionais foram caracterizadas pelas reduções nos valores das variáveis ambientais. Esta espécie invasora tipicamente *r*-estrategista realmente se beneficiou de momentos de estresse ambiental principalmente na segunda fase para se estabelecer utilizando-se da sua rápida maturidade sexual precoce e de sua alta fecundidade. Nessa segunda fase de explosão populacional os maiores valores do nível hidrométrico estimulou a reprodução de *L. fortunei* nestas condições com altas densidades de indivíduos de menor tamanho valvar.

Segundo Oliveira et al. (2011), em locais onde as variações de temperatura são inexpressivas, as características da água podem ser influenciadas pela dinâmica hídrica típica de planícies de inundação sazonais, como o Pantanal e a do rio Paraná. Essas planícies são reguladas pelo pulso de inundação (Junk et al. 1989), que pode ser considerado como principal fator que regula a reprodução de *L. fortunei* (Damborenea e Penchaszadeh 2006; Boltovskoy et al. 2009; Oliveira et al. 2011).

A dinâmica populacional de *L. fortunei* foi peculiar a cada ambiente, pois os filtros ambientais nesta planície faz com que os ambientes apresentem diferentes níveis de invasibilidade, o que pode aumentar ou diminuir a probabilidade de ocorrência. A população foi influenciada principalmente pela alta porcentagem de seixos. A preferência por ambientes com alta concentração de seixos é comum tanto para *Dreissena polymorpha* quanto *L. fortunei*, pois ambas preferem substratos rígidos (Boltovskoy et al. 2006). Essa preferência é devido a estes ambientes refletirem maior disponibilidade de substratos para fixação e também indiretamente em alta oxigenação, dando condições para um nicho adequado.

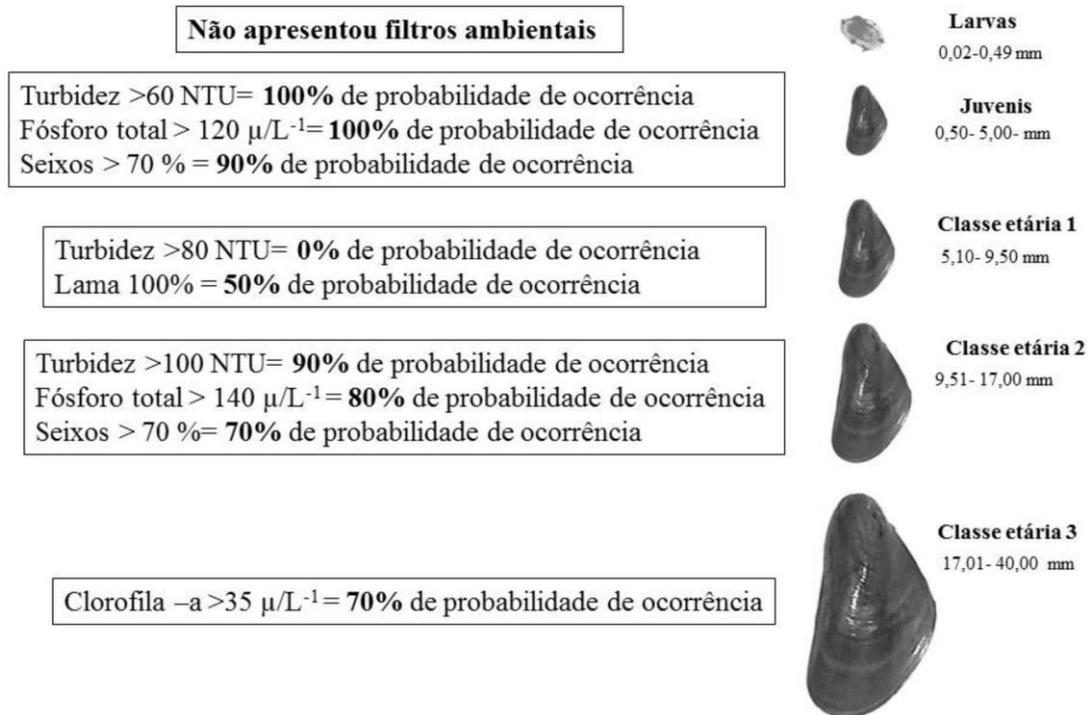
Em ambientes lênticos a invasibilidade se demonstrou baixa, não houve nenhum registro do mexilhão na lagoa Fechada ou apenas um registro de larva planctônica (plantígrada) nas lagoas Patos, Guaraná e Osmar. Nesses ambientes o grande aporte de matéria orgânica faz com que no sedimento tenha baixos valores de oxigênio dissolvido (média 4,80 mg/L) devido à decomposição realizada pelas bactérias aeróbicas nesta região. As relações significativamente negativas para a matéria orgânica mostraram como essa variável pode ser um dos principais filtros ambientais contra a invasibilidade de *L. fortunei*. Segundo Morton (1973; 1977) e Darrigran e Damborenea (2006), essa espécie apresenta dificuldade de desenvolver em ambientes lênticos com elevada matéria orgânica e com baixos valores de oxigênio dissolvido.

Porém, quando verificamos os fatores ambientais que favorecem a invasibilidade de *L. fortunei* notamos diferenças nas interpretações sem categorizar por classe etária e separada pelas categorias de comprimento valvar. Esse é um dos problemas quando utilizamos a densidade total para gerar modelos, pois os fatores ambientais podem ser diferentes para cada fase do estabelecimento e desenvolvimento da espécie o que pode mascarar as interpretações. Em estudos com as larvas de *L. fortunei* já se utilizam de categorias das fases larvais para definir os estágios, onde a interpretação se torna mais precisa (Santos 2005; Ezcurra de Drago et al. 2011).

Ao categorizar as classes de tamanhos de *L. fortunei* de acordo com o comprimento valvar nas categorias larvas, juvenis, classe etária 1, classe etária 2 e classe etária 3, pudemos

verificar quais variáveis são mais influenciáveis para cada fase de desenvolvimento, aumentando ou diminuindo sua probabilidade de ocorrência (modelo conceitual abaixo).

Variáveis que influenciam a ocorrência de *L. fortunei* nas diferentes classes de desenvolvimento



Mode

lo conceitual com as variáveis que mais influenciaram a probabilidade de ocorrência em diferentes classes etárias.

O caso mais interessante foi da turbidez e seixos que foram também, selecionadas quando se analisou a densidade sem as categorias. Entretanto, verificamos que na primeira análise a turbidez possuía relação negativa com a probabilidade de ocorrência, mas ao categorizar esta demonstrou ser positiva para juvenis e classe etária 2 sendo negativa apenas para classe etária 1.

As interpretações das relações positivas com turbidez são mais coerentes dentre os ambientes colonizados, pois verificamos que o estabelecimento de *L. fortunei* no rio Ivinhema e canal Curutuba foram caracterizados pelas altas densidades com representantes de todos os comprimentos valvares. Os dois ambientes são locais onde os valores, tanto de turbidez quanto de oxigênio dissolvido, são elevados (6,8 mg/L- 21,5 NTU e 6,24 mg/L- 11 NTU respectivamente) e com seixos no fundo.

A turbidez e a oxigenação foram retratadas como primordiais em uma recente revisão realizada por Boltovskoy e Correa (2015). Nessa revisão, os autores verificaram que os

sistemas sul-americanos de rio-planície, como o do Paraguai, Paraná e Uruguai, todos colonizados por *L. fortunei*, são caracterizados por apresentar altos valores de turbidez.

Além disso, as concentrações dessas variáveis na América do Sul são muito maiores que os rios colonizados por *D. polymorpha*, espécie com comportamento semelhante a *L. fortunei* na América do Norte e Europa (Fanslow et al. 1995; Barbiero e Tuchman 2004; Johengen et al. 2008). Essas diferenças entre as regiões sugerem que, quando não há restrição por oxigênio, em regiões tropicais os organismos filtradores como *L. fortunei* são fortemente influenciados pela turbidez, devido ao fato de esta variável indiretamente refletir locais onde não há restrição de alimento para esta guilda trófica (Sylvester et al. 2005).

Apesar de o rio Paraná ser um ambiente altamente influenciado pelo efeito cascata, de mais de 70 reservatórios em seu percurso, que teoricamente favoreceria a colonização de espécies invasoras como Cobiculidae e *L. fortunei* (Takeda et al. 2005; Pereira et al. 2012), mesmo com alta disponibilidade de oxigênio dissolvido encontrada nesse rio (média- 9,7 mg/L) e alta porcentagem de seixos esta população nunca se desenvolveu até a classe etária 3.

Há duas prováveis explicações para este resultado, a primeira seria que segundo Morton (1973), Darrigran e Damborenea (2006), Catford (2009) esta espécie em ambientes dinâmicos com velocidade forte de correnteza tende a investir maior energia no processo de fixação do bisso e menos energia no crescimento propriamente dito, mesmo padrão verificado para *D. polymorpha* em regiões temperadas (Allen et al. 1990; Scheider et al. 1998; Karatayev et al. 2006).

Porém, a segunda possibilidade a mais provável está relacionada à limitação a variedade de alimento, pois a turbidez nesse rio é extremamente baixa (média 2,7 NTU) com baixa riqueza de fitoplâncton (Train e Rodrigues 2004; Bovo-Scomparim e Train 2008; Bovo-Scomparim et al. 2013), principal fonte de alimento para *L. fortunei* (Rojas Molina et al. 2010). As relações positivas com turbidez provavelmente orgânica e fósforo total (nutriente fundamental para fotossíntese) com juvenis e classe etária 2 além de clorofila-a para classe etária 3, mostram que em condições adequadas para o desenvolvimento de fitoplâncton é a provável explicação para que estes indivíduos não desenvolvam se nesse ambiente com escassez dessas variáveis.

Os efeitos da turbidez e baixa qualidade e quantidade dos alimentos afetando o desenvolvimento de *D. polymorpha* são bem conhecidos, mas as relações com a variável turbidez foram encontradas tanto positivas quanto negativas (Madon et al. 1998; Schneider et al. 1998; Allen et al. 1999; Baines et al. 2007). Nesse trabalho, tais efeitos negativos também foram verificados para *L. fortunei* para a classe etária 1 onde sua probabilidade de ocorrência

pode ser nula em valores acima de 80 NTU. Essas diferenças podem ser atribuídas ao fato de estes organismos estarem sendo influenciados por tipos diferentes de turbidez, uma vez que esta variável não pode ser diferenciada em suas diferentes frações. Dessa forma, pode-se supor que os juvenis e a classe etária 2 foram influenciados positivamente pela turbidez orgânica, enquanto a classe etária 1 foi influenciada negativamente pela turbidez inorgânica.

Essas duas relações são baseadas nos resultados de Oliveira et al. (2011), que relacionaram a alta mortalidade de adultos à alta turbidez inorgânica. Da mesma forma, Rojas Molina et al (2011) demonstrou uma relação positiva com indivíduos adultos e a alta turbidez orgânica, representada em sua maior parcela por algas fitoplanctônicas, mas estudos que compreendam os efeitos da turbidez na colonização e desenvolvimento de *L. fortunei* são necessários.

Uma vez que os efeitos de *L. fortunei* no ambiente invadido (positivos ou negativos) são cada vez mais abundantes na literatura (Sylvester et al. 2007; Karatayev et al. 2010; Oliveira et al. 2011; Boltovskoy e Correa 2015), ressaltamos a importância de estudos que buscam desvendar quais filtros biológicos tornam os ambientes mais susceptíveis à invasão dessa espécie. Além disso, reforçamos a necessidade de que tais trabalhos devam abordar as dinâmicas populacionais categorizadas nas diferentes classes etárias ou de desenvolvimento, pois os filtros para o estabelecimento da espécie nos primeiros estágios podem ser totalmente diferentes do que nos estágios mais adultos.

Nosso trabalho demonstrou que ambientes que apresentem altos valores de turbidez, concentração de fósforo e oxigenação além de substratos para sua fixação refletem o nicho adequado onde haverá a maior probabilidade de ocorrência de *L. fortunei*. Portanto, monitoramentos de longa duração que avaliem quais requisitos *L. fortunei* utilizam para seu desenvolvimento devem ser encorajados, para que não gerem nos estudos de espécies invasoras modelos cuja interpretação pode ser mascarada ou até mesmo errônea.

REFERÊNCIAS

- Adler D (2005). “violoplot” R package. Version 2.0. <http://wsopuppenkiste.wiso.uni-goettingen.de/~dadler>. Último acesso em 30/01/2015
- Agostinho AA, Thomaz SM, Gomez LC (2005) Conservação da biodiversidade em águas continentais do Brasil. v.1, n.1, p. 71-78.

- Agostinho AA, Pelicice FM, Gomes LC (2008) Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Brazilian Journal of Biology* 68: 1119-1132
- Agostinho AA, Gomes LC, Bonecker CC, Thomaz SM (2013) Padrões de variação de longo prazo na planície de inundação do Alto do rio Paraná. In: Tabarelli M, Rocha CFD, Romanowski P, Rocha O, Lacerda LD. PELD-CNPq: dez anos do programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração: achados, lições e perspectivas. Recife: UFPE, p.165-196
- Allen YC, Thompson BA, Ramcharan CW (1999) Growth and mortality rates of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in the lower Mississippi River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 56:748–759
- Alpert P, Bone E, Holzapfe C (2000) Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 3: 52-66
- Astaneh I, Gosling E, Wilson J, Powell E (2005) Genetic variability and phylogeographic of the invasive zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas). *Molecular Ecology* 14: 1655-1666
- Baines SB, Fisher NS, Cole JJ (2007) Dissolved organic matter and persistence of the invasive zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) under low food conditions. *Limnology Oceanography Journal* 52:70–78
- Barbiero RP, Tuchman ML (2004) The deep chlorophyll maximum in Lake Superior. *Journal of Great Lakes Research* 30: 256–268
- Blanchet FG, Legendre P, Borcard B (2008) Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, 89: 2623–2632

- Boltovskoy DN, Correa N, Cataldo D, Sylvester F (2006) Dispersion and ecological impact of the invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* in the Río de la Plata watershed and beyond. *Biological Invasions* 8:947–963
- Boltovskoy D, Sylvester F, Otaegui A, Leytes V, Cataldo D (2009) Environmental modulation of the reproductive activity of the invasive mussel *Limnoperna fortunei* in South America. *Austral Ecology* 34: 719–730
- Boltovskoy D, Correa N, Bordet F, Leites V, Cataldo D (2013) Toxic *Microcystis* (cyanobacteria) inhibit recruitment of the bloom-enhancing invasive bivalve *Limnoperna fortunei*. *Freshwater Biology* 58: 1968–1981
- Boltovskoy D, Correa N (2015) Ecosystem impacts of the invasive bivalve *Limnoperna fortunei* (golden mussel) in South America. *Hydrobiologia* 746:81–95
- Bovo- Scoparin PAF, Train S (2008) Phytoplankton diversity in the Upper Paraná River floodplain during two years of drought (2000 and 2001). *Brazilian Journal of Biology* 69: 637-647
- Bovo-Scoparin VM, Train S, Rodrigues LC (2013) Influence of reservoirs on phytoplankton dispersion and functional traits: a case study in the Upper Paraná River, Brazil. *Hydrobiologia* 702:115–127
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2nd Springer, New York, 488 p.
- Cataldo D, Vinocur A, O’Farrell I, Paolucci V, Leites V, Boltovskoy D (2012) The introduced bivalve *Limnoperna fortunei* boosts *Microcystis* growth in Salto Grande reservoir (Argentina): evidence from mesocosm experiments. *Hydrobiologia* 680: 25–38
- Catford JA, Jansson R, Nilsson C (2009) Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity and Distributions* 15: 22–40

- Colautti RI, Grigorovich IA, MacIsaac HJ (2006). Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biological Invasions* 8: 1023–1037
- Damborenea C, Penchaszadeh P (2006). Biología Reproductiva de *Limnoperna fortunei*. In: Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano (G Darrigran, C Damborenea, eds.), EDULP, La Plata, Argentina, 69-82 p.
- Darrigran G, Pastorino G (1995) The recent introduction of a freshwater Asiatic bivalve, *Limnoperna fortunei* (Mytilidae) into South America. *The Veliger* 38: 171–175
- Darrigran G, Maronas ME (2002) Crecimiento valvar de *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae) de una localidad de clima templado de la regin neotropical. V Congreso Latinoamericano de Malacologa -CLAMA- Res 56b 30/6 al 4/7 del 2002. San Pablo Brasil.
- Darrigran G (2002) Potential impact of filter-feeding invaders on temperate inland freshwater environments. *Biological Invasions* 4:145–156
- Darrigran GA, Damborenea MC (eds) (2006) Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano. Edulp, La Plata Argentina, p. 220
- Davis MA, Grime JP, Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528–534
- Devin S, Beisel JN (2007) Biological and Ecological characteristics of invasive species: a gammarid study. *Biological Invasions* 9: 13-27
- Dray S, Legendre P, Blanchet FG (2009) packfor: Forward Selection with Permutation (Canoco p.46) (R package version 0.0-7/r58.).<http://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>. Last accessed 15/01/ 2015

- Duncan RP (2011) Propagule pressure. In Simberloff, D. & M. Rejmanek (eds), Encyclopedia of Biological Invasions. University of California Press, Berkeley: 561–563
- Essl F, Dullinger S, Rabitsch W, Hulber PE, Hulber K, Jarosik V, Kleimbauer I, Krausmann F, Kunh I, Nentwig W, Vila M, Genovesi P, Gherardi F, Desprez Loustau, Roque A, Pysek P (2011) Socioeconomic legacy yields an invasion debt. Proceedings of the National Academy of Science USA, 108: 203–207
- Ezcurra de Drago I, Montarlo L, Oliveros OB (2006) Desarrollo y ecología larval de *Limnoperna fortunei*. In: Darrigran G, Damborenea MC. Bioinvasión del mejillón dorado en el continente americano. Argentina: EDULP 85–93 p.
- Fanslow DL, TF. Nalepa TF, Lang GA (1995) Filtration rates of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) on natural seston from Saginaw Bay. Lake Huron Journal of Great Lakes Research 21: 489–500
- Fridley JD (2011) Invasibility, of communities and ecosystems. In Simberloff, D. & M. Rejmanek (eds), Encyclopedia of Biological Invasions. University of California Press, Berkeley: 356–360
- Jenkins M (2003) Prospects for biodiversity. Science 302: 1175–1177
- Johengen TH, Biddanda BA, Cotner JB (2008) Stimulation of Lake Michigan plankton metabolism by sediment resuspension and river runoff. Journal of Great Lakes Research 34: 213–227
- Junk WJ, Bayley PB, Sparks RE (1989) The flood pulse concept in river-floodplainsystems. In Proceedings of the International Large River Symposium - LARS (D.P. Dodge, ed.). Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences 106:110-127.
- Karatayev AY, Padilla DK, Minchin D, Boltovskoy D, Burlakova LE (2006) Changes in global economies and trade: the potential spread of exotic freshwater bivalves. Biological Invasions 9: 161–180

- Karatayev AY, Burlakova LE, Padilla DK, Mastitsky SE, Olenin S (2009) Invaders are not a random selection of species. *Biological Invasions* 11: 2009–2019
- Karatayev AY, Burlakova LE, V. A. Karatayev VA, Boltovskoy D (2010) *Limnoperna fortunei* versus *Dreissena polymorpha*: Population densities and benthic community impacts of two invasive freshwater bivalves. *Journal of Shellfish Research* 29: 975–984
- Kolar CS, Lodge DM (2002) Ecological predictions and risk assessment for alien species. *Science* 298: 1233–1236
- Levine JM, D'Antonio CM (1999) Elton Revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87:15-26
- Lonsdale WM. (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80: 1522–1536
- Lovei GL, Lewinsohn TM (2012) Invasions in Megadiverse Regions Network Megadiverse developing countries face huge risks from invasives. *Trends in Ecology & Evolution* 27: 2-3
- Madon SP, Schneider DW, Stoeckel JA, Spark RE (1998) Effects of inorganic sediment and food concentrations on energetic processes of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*: implications of growth in turbid rivers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 55:401–413
- Mansur MCD, Santos CP, Darrigran G, Heydrich I, Callil CT, Cardoso FR (2003). Primeiros dados quali-quantitativos do mexilhão-dourado, *Limnoperna fortunei* (Dunker), no Delta do Jacuí, no Lago Guaíba e na Laguna dos Patos, Rio Grande do Sul, Brasil e alguns aspectos de sua invasão no novo ambiente. *Revista Brasileira de Zoologia* 20: p. 75–84.
- May GE, Gelembiuk GW, Panov VE, Orlova MI, Lee CE (2006) Molecular ecology of zebra mussel invasions. *Molecular Ecology* 15: 1021–1031

- Morton B (1973) Some aspects of the biology and functional morphology of the organs of feeding and digestion of *Limnoperna fortunei* (Dunker,1857) (Bivalvia: Mytilaceae). *Malacologia*, 12: 265-281
- Morton B (1977) The population dynamics of *Limnoperna fortunei* (Dunker,1857) (Bivalvia: Mytilaceae). In Plover Cove Reservoir, Hong Kong, *Malacologia*, 16: 165-182
- Oliveira MD, Takeda AM, Barros, LF, Barbosa, DS, Resende EK (2006) Invasion by *Limnoperna fortunei* (Dunker,1857) (Bivalvia, Mytilidae) of the Pantanal wetland, Brazil. *Biological Invasions* 8:97-104
- Oliveira MD, Calheiros DF, Jacobi CM, Hamilton SK (2011) Abiotic factors controlling the establishment and abundance of the invasive golden mussel *Limnoperna fortunei*. *Biological Invasions* 13: 717-729
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, O'Hara B, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H (2013) *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.17–3p.
- Paolucci EM, Cataldo DH, Fuentes CM, Boltovskoy D (2007) Larvae of the invasive species *Limnoperna fortunei* (Bivalvia) in the diet of fish larvae in the Parana ´ river, Argentina. *Hydrobiologia* 589: 219–233
- Pastorino G, Darrigran G, Martins S, Lunaschi L (1993) *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae), nuevo bivalvo invasor en aguas del río de La Plata. *Neotropica* 39: 101-102
- Pereira D, Mansur MCD, Pimpão DM (2012) Identificação e diferenciação dos bivalves límnicos invasores dos demais bivalves nativos do Brasil. In Mansur, M. C. D., C. P. Santos, D. Pereira, I. C. P. Paz, M. L. L. Zurita, M. T. R. Rodriguez, M. V. Nehrke & P. E. A. Bergonci (org), *Moluscos Límnicos Invasores no Brasil: Biologia, Prevenção, Controle*. Redes Editora, Porto Alegre: p. 75–94.
- Prieus-Richard AH, Lavorel S (2000) Invasions: the perspective of diverse plant communities. *Austral Ecology* 25:1-7.

- Rangel TF, Diniz-Filho JAF, Bini LM (2010) SAM: A comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* 33: 1-5.
- R Core Team (2012) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Ricciardi A, MacIsaac HJ (2000) Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 62-65.
- Ricciardi A, Rasmussen JB (1999) Predicting the identity and impact of future biological invaders: a priority for aquatic resource management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55:1759–1765
- Ricciardi A, Rasmussen JB (1998) Predicting the identity and impact of the future biological invaders: a priority for aquatic resource management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 1759-1765
- Rojas Molina F, Paggi JC, Devercelli M (2010) Zooplanktophagy in the natural diet and selectivity of the invasive mollusk *Limnoperna fortunei*. *Biological Invasions* 12: 1647–1659
- Rojas Molina F, José De Paggi S, Boltovskoy D (2011) Vulnerability of microcrustaceans to predation by the invasive filter-feeding mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 44: 329–338
- Santos CP, Würdig NL, Mansur MCD (2005) Fases larvais do mexilhão dourado *Limnoperna fortunei* (Dunker) (Mollusca, Bivalvia, Mytilidae) na bacia do Guaíba, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 702–708
- Schneider DW, Madon SP, Stoeckel JA, Spark RE (1998) Seston quality controls zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) energetics in turbid rivers. *Oecologia* 117:331–341

- Shea K, Chesson P (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 170–176
- Simberloff D, Martin JL, Genovesi P (2013) Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 58-66
- Simões NR, Robertson BA, Lansac-Tôha FA, Takahashi EM, Bonecker, CC, Velho LFM, Joko CY (2009) Exotic species of zooplankton in the Upper Paraná River floodplain, *Daphnia lumholtzi* Sars, 1885 (Crustacea: Branchiopoda). *Brazilian Journal of Biology*. 69: 551-558
- Souza Filho EE, Stevaux JC. (1997) Geologia e geomorfologia do complexo Rio Baía, Curutuba, Ivinheima. In: Vazzoler, A. E. A. M.; Agostinho, A. A.; Hahn, N. S. (Ed.). *A planície de inundação do Alto Rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e sócio-econômicos*. Maringá: EDUEM, p. 3-46
- Souza Filho EE (2009) Evaluation of the Upper Paraná River discharge controlled by reservoirs. *Brazilian Journal of Biology* 69:707-716
- Sousa WTZ (2011) *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae), a recent invader threatening Brazil's freshwater environments: a review of the extent of the problem. *Hydrobiologia* 669: 1–20
- Spaccesi FG, Rodrigues Capitulo A (2012). Benthic communities on hard substrates covered by *Limnoperna fortunei* Dunker (Bivalvia, Mytilidae) at an estuarine beach (Rio de la Plata, Argentina). *Journal of Limnology* 71: 144–153
- Statsoft, Inc. Statistica (data analysis software system), version 7.1, 2005, www.statsoft.com
- Strayer DL (2012) Eight questions about invasions and ecosystem functioning. *Ecology Letters* 15: 1199-1210

- Sylvester, F., J. Dorado, D. Boltovskoy, Juárez A, Cataldo D (2005) Filtration rates of the invasive pest bivalve *Limnoperna fortunei* as a function of size and temperature. *Hydrobiologia* 534: 71-80.
- Sylvester F, Boltovskoy D, Cataldo D (2007) Fast response of freshwater consumers to a new trophic resource: Predation on the recently introduced Asian bivalve *Limnoperna fortunei* in the lower Parana river, South America. *Austral Ecology* 32: 403–415
- Takeda AM, Mansur MCD, Fujita DS, Bibian JPR (2003) Ocorrência da espécie invasora de mexilhão dourado, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857), em dois pequenos reservatórios próximos a Curitiba, PR. *Acta Biologica Leopoldensia, Rio Grande do Sul* 25: 251-254
- Takeda AM, Mansur MCD, D. S. Fujita DS (2005) Ocorrência de moluscos bivalves em diferentes reservatórios. In Rodrigues, L., S. M. Thomaz, A. A. Agostinho & L. C. Gomes (org), *Biocenoses em Reservatórios: Padrões Espaciais e Temporais*. RiMa, São Carlos: 161–167
- Takeda AM, Fujita DS; Fontes Jr. HM (2007) Bivalves invasores no Rio Paraná. In: Sonia Barboda dos Santos; Alexandre Dias Pimenta; Silvana Carvalho Thiengo; Monica Ammon Fernandez; Ricardo Silva Absalão. (Org.). *Tópicos em Malacologia - Ecos do XVIII EBRAM*. Rio de Janeiro: p.81-86.
- Thomaz SM., Bini LM, Bozelli RL (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplains systems. *Hydrobiologia* 579:1–13
- Train S, Rodrigues L (2004) Phytoplankton assemblage. In. Thomaz SM, Agostinho, A. Hahn (eds.). *The Upper Paraná River floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden, p. 103- 124.
- Vitule JRS, Freire CA, Simberloff D (2009) Introduction of nonnative freshwater fish can certainly be bad. *Fish Fishes*, 10: 98-108

Vitule JRS, Freire CA, Vazquez DP, Nunez MA, Simberloff D (2012) Revisiting the potential conservation value of nonnative species. *Conservation Biology* 26: 1153-1155

Wentworth CK (1922) A escale of grade and class terms for clastic sediments. *Journal Geology* 30:377-392

APÊNDICES

Turbidez:

$$\text{larvas} = y = \exp(-2.4275 + (.027842) * x) / (1 + \exp(-2.4275 + (.027842) * x))$$

$$\text{juvenis} = \exp(.150536 + (.084634) * x) / (1 + \exp(.150536 + (.084634) * x))$$

$$\text{classe etária 1} = \exp(-1.1166 + (-.05014) * x) / (1 + \exp(-1.1166 + (-.05014) * x))$$

$$\text{classe etária 2} = \exp(-1.1864 + (.038757) * x) / (1 + \exp(-1.1864 + (.038757) * x))$$

$$\text{classe etária 3} = \exp(-2.2648 + (.003717) * x) / (1 + \exp(-2.2648 + (.003717) * x))$$

NT

$$\text{larvas} = y = \exp(-2.6464 + (.791E-3) * x) / (1 + \exp(-2.6464 + (.791E-3) * x))$$

$$\text{juvenis} = \exp(.850879 + (.413E-4) * x) / (1 + \exp(.850879 + (.413E-4) * x))$$

$$\text{classe etária 1} = \exp(-2.0552 + (.675E-3) * x) / (1 + \exp(-2.0552 + (.675E-3) * x))$$

$$\text{classe etária 2} = \exp(-.35102 + (-.56E-3) * x) / (1 + \exp(-.35102 + (-.56E-3) * x))$$

$$\text{classe etária 3} = \exp(-1.5412 + (-.00103) * x) / (1 + \exp(-1.5412 + (-.00103) * x))$$

PT

$$\text{larvas} = y = \exp(-2.3461 + (.00882) * x) / (1 + \exp(-2.3461 + (.00882) * x))$$

$$\text{juvenis} = \exp(-.28997 + (.043904) * x) / (1 + \exp(-.28997 + (.043904) * x))$$

$$\text{classe etária 1} = \exp(-1.6979 + (.004262) * x) / (1 + \exp(-1.6979 + (.004262) * x))$$

$$\text{classe etária 2} = \exp(-1.385 + (.020321) * x) / (1 + \exp(-1.385 + (.020321) * x))$$

$$\text{classe etária 3} = \exp(-2.3627 + (.004468) * x) / (1 + \exp(-2.3627 + (.004468) * x))$$

Seixos

$$\text{larvas} = y = \exp(-1.7242 + (-.03303) * x) / (1 + \exp(-1.7242 + (-.03303) * x))$$

$$\text{juvenis} = \exp(.585059 + (.024724) * x) / (1 + \exp(.585059 + (.024724) * x))$$

$$\text{classe etária 1} = \exp(-1.5602 + (-.36E-3) * x) / (1 + \exp(-1.5602 + (-.36E-3) * x))$$

$$\text{classe etária 2} = \exp(-1.112 + (.025596) * x) / (1 + \exp(-1.112 + (.025596) * x))$$

$$\text{classe etária 3} = \exp(-2.3981 + (.011735) * x) / (1 + \exp(-2.3981 + (.011735) * x))$$

Lama

$$\text{larvas} = y = \exp(-1.8821 + (-.00718) * x) / (1 + \exp(-1.8821 + (-.00718) * x))$$

$$\text{juvenis} = \exp(.721634 + (.00612) * x) / (1 + \exp(.721634 + (.00612) * x))$$

$$\text{clase etária 1} = \exp(-2.2512 + (.022731) * x) / (1 + \exp(-2.2512 + (.022731) * x))$$

$$\text{clase etária 2} = \exp(-.41639 + (-.01275) * x) / (1 + \exp(-.41639 + (-.01275) * x))$$

$$\text{clase etária 3} = \exp(-2.4452 + (.00791) * x) / (1 + \exp(-2.4452 + (.00791) * x))$$

Clorofila

$$\text{larvas} = y = \exp(-2.1568 + (.028626) * x) / (1 + \exp(-2.1568 + (.028626) * x))$$

$$\text{juvenis} = \exp(.801185 + (.026959) * x) / (1 + \exp(.801185 + (.026959) * x))$$

$$\text{clase etária 1} = \exp(-1.5764 + (.003732) * x) / (1 + \exp(-1.5764 + (.003732) * x))$$

$$\text{clase etária 2} = \exp(-.52301 + (-.07967) * x) / (1 + \exp(-.52301 + (-.07967) * x))$$

$$\text{clase etária 3} = \exp(-2.6231 + (.100465) * x) / (1 + \exp(-2.6231 + (.100465) * x))$$

ANEXOS

Gráfico retirado de Darrigran, G e Damborenea, C (2006). **Bio-invasión del mejillón dorado en el continente americano.** 1-219p. “Bio-invasiones” Darigran, G e Damborenea, C cap1, 1-29p. EDULP, La Plata, Argentina.

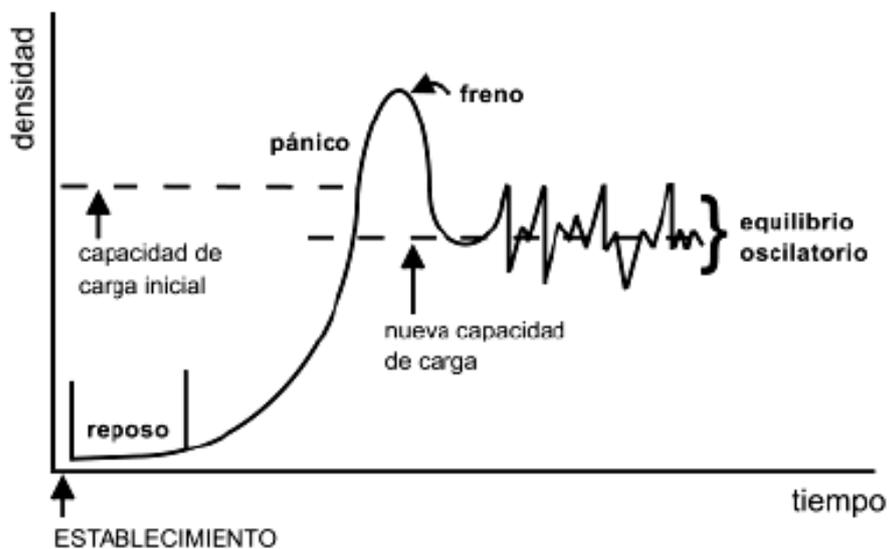


Figura 10. Crecimiento poblacional de una especie invasora de reciente introducción (modificado de Taylor Miller, 1992; Hicks, 2004).

3 O IMPACTO DOS BIVALVES INVASORES *CORBICULA FLUMINEA* E *LIMNOPERNA FORTUNEI* SOBRE AS COMUNIDADES DE ZOOPLÂNCTON E FITOPLANCTON EM DIFERENTES NÍVEIS DE TURBIDEZ

RESUMO

As espécies de bivalves invasoras *Corbicula fluminea* e *Limnoperna fortunei* estão entre as espécies invasoras que mais impactam os ambientes aquáticos. Dentre seus impactos observados estão o desaparecimento de muitas espécies nativas devido à competição por alimento. As taxas de filtração dessas espécies invasoras são elevadas e influenciadas por diversos fatores dentre eles, a temperatura, o oxigênio dissolvido e a turbidez. Muitos experimentos exploram a predação apenas com temperatura e oxigênio dissolvido, porém a turbidez afeta diretamente a taxa de filtração e captura de alimento que é composto pelas comunidades de zooplâncton e fitoplâncton. Portanto, o objetivo foi investigar o efeito da predação (filtração) dos bivalves invasores *Limnoperna fortunei* e *Corbicula fluminea* sobre o fitoplâncton e zooplâncton em diferentes níveis de turbidez inorgânica. Para isso, foram realizados experimentos testando a hipótese de que a filtração das duas espécies invasoras é negativamente afetada pelo aumento da turbidez. Os resultados demonstraram que as espécies tiveram diferentes comportamentos de predação, principalmente em relação à comunidade de zooplâncton, onde valores extremos de turbidez podem favorecer a predação por *C. fluminea* e dificultar a de *L. fortunei*. Nos experimentos foram verificados que os comportamentos de predação nos diferentes níveis de turbidez apresentaram particularidades quando verificados os grupos de zooplâncton separadamente representados por Tecameba, Rotifera, Cladocera, náuplios, Cyclopoida e Calanoida e as famílias de fitoplâncton como Bacillariophyceae, Cyanophyceae, Chlorophyceae e Cryptophyceae. Esses resultados são pertinentes, pois há diferenças no comportamento de predação entre essas duas espécies. Essas diferenças podem explicar a coocorrência em muitos ambientes, pois mesmo com *L. fortunei* tendo taxas de filtração superior a *C. fluminea* em muitas das condições de turbidez a captura de alimento por *C. fluminea* foi mais eficiente. Portanto, esse trabalho vem contribuir com conhecimento sobre o forrageio desses bivalves invasores em diferentes condições, necessários para melhores medidas de conservação dos ambientes aquáticos.

Palavras-chave: moluscos. predação. competição. taxa de filtração. Plâncton

THE IMPACT OF INVADERS BIVALVE *CORBICULA FLUMINEA* AND *LIMNOPERNA FORTUNEI* ON COMMUNITIES OF ZOOPLANKTON AND PHYTOPLANKTON IN DIFFERENT LEVELS OF TURBIDITY

ABSTRACT

The species of bivalve *Corbicula fluminea* and invasive *Limnoperna fortunei* are among the most invasive species that impact aquatic environments. Among its impacts are observed the disappearance of many native species due to competition for food. The filtration rates of these invasive species are high and influenced by several factors, among them, temperature, dissolved oxygen and turbidity. Many experiments exploit the predation only with temperature and dissolved oxygen, but the turbidity directly affects filtration rate and food capture, which is composed of the communities of zooplankton and phytoplankton. Therefore, the aim was to investigate the effect of predation (filtration) of the invaders bivalve *Limnoperna fortunei* and *Corbicula fluminea* on phytoplankton and zooplankton at different levels of inorganic turbidity. For this, experiments were realized testing the hypothesis that filtration of the two invasive species is negatively affected by increased turbidity. The results showed that the species had different behaviors of predation, especially in relation to zooplankton community, where extreme values of turbidity may favor predation by *C. fluminea* and difficult to *L. fortunei*. In the experiments were verified that the predation behavior at the different levels of turbidity showed particularity when verified zooplankton groups separately, represented by Tecameba, Rotifera, Cladocera, nauplii, Cyclopoida and Calanoida and families of phytoplankton as Bacillariophyceae, Cyanophyceae, Chlorophyceae e Cryptophyceae. These results are relevant as there are differences in predation behavior between these two species. These differences may explain the co-occurrence in many environments, because even with *L. fortunei* having higher filtration rates than *C. fluminea*, in many turbidity conditions the capture of food by *C. fluminea* was more efficient. Therefore, this work is a contribution to knowledge of the foraging of these invaders bivalve in different conditions needed for better conservation measures in aquatic environments.

Keywords: molluscs. predation. competition. filtration rate. plankton

3.1 INTRODUÇÃO

Em apenas dois séculos, a introdução de espécies não nativas em todo o mundo aumentou imensamente (Ricciardi 2007), causando danos irreparáveis para o meio ambiente, com alto custo econômico para a prevenção e controle dessas espécies invasoras (Simon e Townsend 2003; Pascual et al. 2009). Em ecossistemas aquáticos, a propagação de espécies invasoras tem resultado em importantes alterações nas relações ecológicas (Ricciardi e MacIsaac 2000; Kolar e Lodge 2002; Strayer 2012). As espécies invasoras, que dominam os ecossistemas em termos de densidade e biomassa, devem ser dadas atenção especial a sua proliferação em novos ambientes (Simberloff 2011; Sousa et al. 2011)

Segundo a NIS (“*Nuisance Invasive Species*”), dentre as inúmeras espécies invasoras, os bivalves *Corbicula fluminea* Müller, 1774, *Limnoperna fortunei* Dunker, 1857 e *Dreissena polymorpha* Pallas, 1771 são consideradas como as espécies que causam mais preocupação nos ecossistemas aquáticos, devido à sua rápida proliferação e facilidade de se estabelecer. Dentre elas, *C. fluminea* e *L. fortunei* são consideradas invasoras na América do Sul (Darrigran e Damborenea 2006). *C. fluminea* foi detectada pela primeira vez no Brasil, nos meados de 1970 (Ituarte 1981) e atualmente, a espécie tem ampla distribuição em todo o país (Sousa et al. 2008; Mansur et al. 2012). *L. fortunei* teve seu primeiro registro no Brasil em 1999 (Mansur et al. 1999) no Rio Grande do Sul, de onde se dispersou rapidamente, sendo atualmente registrada nas regiões Sul (Mansur et al. 1999; Takeda et al. 2003), Sudeste (Avelar et al. 2004) e Centro Oeste do país (Oliveira et al. 2006).

Ambas as espécies são adaptadas para colonizar diversos ambientes aquáticos devido às características de invasores bem sucedidos, como ciclo de vida de curta duração, capacidade de rápido crescimento e rápida maturação sexual e alta fertilidade, além de ampla tolerância fisiológica a vários fatores abióticos que frequentemente limitam a colonização de outros invertebrados aquáticos (Morton 1977; Oliveira et al. 2011).

Por apresentarem comportamento gregário, tanto *L. fortunei* como *C. fluminea* ocorrem em altas densidades (Souza et al. 2011). Estas densas populações acabam promovendo diversos impactos sobre os sistemas aquáticos que invadem, principalmente com reduções drásticas das densidades das populações nativas de bivalves bentônicos (Takeda et al. 2000; Hakenkamp et al. 2001; Beasley et al. 2003; Sousa et al. 2008).

Uma das razões para o sucesso dessas espécies invasoras são as elevadas taxas de filtração que por serem superiores as das espécies nativas, têm vantagens na competição por

alimento (Cooper et al. 2005; Weitere et al. 2008; Atkinson et al. 2011). Como os demais bivalves, *L. fortunei* e *C. fluminea* alimentam-se de matéria em suspensão na coluna de água (Sylvester et al. 2005), onde a comunidade do zooplâncton e especialmente fitoplâncton se destacam como a base de sua dieta (Cataldo et al. 2005, 2012; Rojas Molina et al. 2008, 2010). Embora o fitoplâncton seja responsável pelo fornecimento de mais de 90% da demanda de energia requerida pelas espécies em determinadas épocas do ano (Sylvester et al. 2007) muitos grupos de zooplâncton também são abundantes em suas dietas (Rojas Molina et al. 2010).

A plasticidade alimentar destes bivalves invasores assim como suas altas taxas de filtração afetam diretamente a abundância do plâncton, e conseqüentemente, modifica a dinâmica trófica dos ambientes aquáticos (Darrigran 2002, Darrigran e Damborenea, 2011; Mansur et al. 2012). Estudos experimentais abordando a predação de bivalves sobre a comunidade de fitoplâncton com algumas espécies de algas cultivadas em laboratório são mais comuns (Berg et al. 1996; Baker et al. 1998; Gazulha et al. 2012a,b). Porém, poucos estudos abordam a filtração do plâncton natural e, especialmente sobre o zooplâncton nos ambientes aquáticos em diferentes condições (Fachini et al. 2012).

Em ecossistemas aquáticos, altas concentrações de partículas inorgânicas em suspensão elevam a turbidez, o que por sua vez, contribui significativamente para o declínio das populações de organismos aquáticos (Henley et al. 2000; Österling et al. 2010). A turbidez pode influenciar o recrutamento e densidade de moluscos filtradores, pois afeta negativamente a captura do alimento (Boltovskoy et al. 2009a), modificando tanto a taxa de filtração desses bivalves quanto à seletividade de captura (Schneider et al. 1998). Essa relação entre a quantidade e seletividade de alimento ingerido e turbidez é bem conhecida para *D. polymorpha* (Madon et al. 1998; Schneider et al. 1998; Allen et al. 1999; Baines et al. 2007), sendo fundamental para se avaliar os efeitos indiretos sobre outros níveis tróficos, como os efeitos *bottom-up* e *top-down*, teorias do clássico de Hunter et al. (1997).

O conhecimento dos mecanismos de filtração sobre as comunidades de fitoplâncton e de zooplâncton é de fundamental importância, não apenas para o conhecimento do seu efeito nos níveis tróficos, mas por também controlar indiretamente a atividade reprodutora desses invasores, portanto muitas das medidas de controle e manejo dessas espécies necessitam dessas respostas (Boltovskoy et al. 2009b; Oliveira et al. 2011; Boltovskoy e Correa, 2015).

Portanto, o objetivo desse estudo foi investigar o efeito da predação (filtração) dos bivalves límnicos invasores *L. fortunei* e *C. fluminea* sobre o fitoplâncton e zooplâncton e em diferentes níveis de turbidez inorgânica. Para isso, foram realizados experimentos testando a

hipótese de que a filtração das duas espécies invasoras é negativamente afetada pelo aumento da turbidez. As predições para esta hipótese foi de que. (i) a turbidez afeta diferentemente as espécies no comportamento de predação sobre o fitoplâncton e zooplâncton (ii) na comunidade de zooplâncton os grupos com maior poder de locomoção (Cyclopoida e Calanoida,) serão menos predados em baixos níveis de turbidez, pois nestas condições as habilidades de fuga destes são maiores (iii) todas as famílias de algas terão a mesma porcentagem de predação nos diferentes níveis de turbidez.

3.2 MATERIAIS E MÉTODOS

3.2.1 Coleta do material

Os bivalves foram coletados manualmente em substratos ou com o auxílio de draga tipo Petersen modificado (0,0345 m²). Após a coleta, os bivalves foram cuidadosamente lavados para a remoção de pseudofeces e organismos (bactérias, algas e fungos) que possivelmente estariam aderidos às conchas. Em seguida, os indivíduos foram alocados em um aquário para aclimação. Para garantir que haveria filtração durante o experimento, os indivíduos foram privados de alimentação por aproximadamente 24 h antes do início do experimento.

Para cada experimento (com *L. fortunei* e *C. fluminea*) foram realizadas coletas do zooplâncton com a utilização de uma rede de 68 µm e do fitoplâncton com uma rede com abertura de malha de 15 µm. Para ampliar a possibilidade de uma captura mais diversa as amostragens do plâncton foram realizadas nas lagoas Garças (22°43'27.18"S; 53°13'4.56"W) e Pau- Véio (22°44'50.76"S; 53°15'11.16"W) e no rio Baía (22°43'23.16"S; 53°17' 25.5"W), tanto nas regiões litorâneas com a presença de bancos de macrófitas, quanto nas regiões pelágicas. Os materiais biológicos concentrados foram armazenados em potes de polietileno com capacidade de 3 litros e conservados em campo em uma caixa térmica contendo gelo para anestesiá-las até a chegada à base de pesquisa. Do total de plâncton coletado, foi realizada uma mistura homogênea (150 litros), de modo a homogeneizar o material e possibilitar que todos os tratamentos recebessem amostras de plâncton similares.

O material inorgânico para a simulação da turbidez foi obtido através da maceração de sedimento com o diâmetro das partículas <63 µm (tamanho testado em experimentos pilotos suficiente para não decantar muito rápido e suficiente para ser ingerido pelos sifões dos

bivalves) com a remoção de toda a matéria orgânica foi realizada a partir da queima do material macerado em mufla a 560 °C por aproximadamente 4 horas.

3.2.2 Design experimental

Os experimentos foram realizados na base de pesquisas avançadas do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura – Nupelia (Paraná, Brasil, 22°45'S; 53°15'O). Cada aquário foi composto, além da bomba de oxigênio, a qual não está ilustrada, por uma bomba tipo mini C, a qual teve por finalidade manter as partículas inorgânicas e biológicas em suspensão. Uma rede de *nylon* que foi acoplada a aproximadamente cinco cm acima do fundo do aquário para que os excedentes de partículas inorgânicas não se acumulassem ao redor dos indivíduos inabilitando ou influenciando assim sua filtração. Foram realizadas duas vezes o experimento primeiramente usando *C. fluminea* e posteriormente *L. fortunei* (Fig. 1).

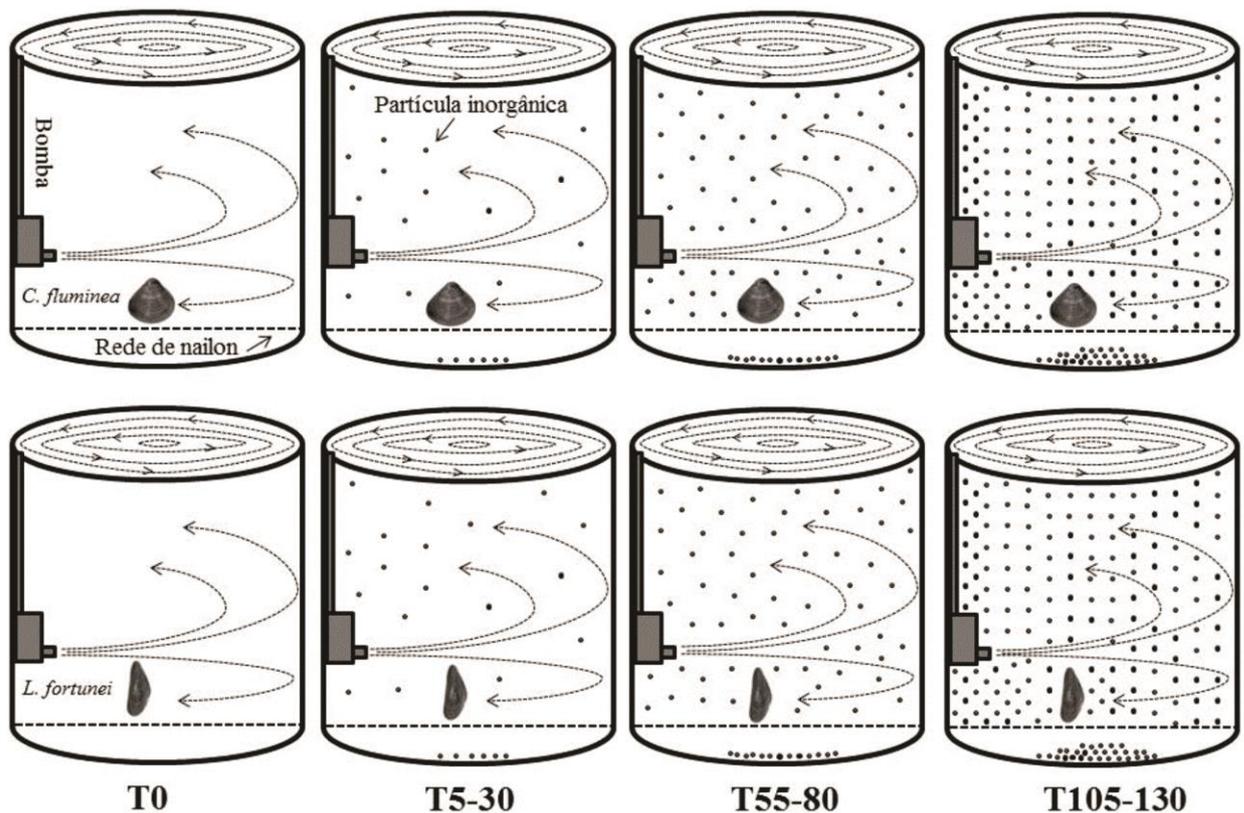


Fig. 1. Design de como foram elaborados os aquários para os experimentos. Os indivíduos representados por *C. fluminea* e por *L. fortunei* são meramente ilustrativos apenas para indicar o local onde os 30 representantes de cada espécie ficavam nos aquários.

Para se testar a hipótese de que a turbidez influencia negativamente a atividade de filtração dos bivalves invasores, utilizaram-se de quatro tratamentos com diferentes níveis de turbidez **T0** = com 0 a <5 de NTU (Unidades Nefelométricas de Turbidez), **T5-30** = entre 5 a 30 NTU, **T55-80** = entre 55 a 80 NTU e **T105-130** = entre 105 a 130 NTU). Os tratamentos foram realizados nesses intervalos de turbidez os quais retratam os valores obtidos durante os monitoramentos do Projeto Ecológico de Longa Duração (PELD) realizado na planície de inundação do alto rio Paraná nos últimos 13 anos (dados do laboratório de Limnologia básica do Nupélia).

Para os quatro níveis de turbidez foram considerados dois tratamentos, um sem indivíduos (**SI**- controle) com três réplicas de cada nível de turbidez e o segundo com indivíduos (**CI**) com quatro réplicas, uma vez que a chance de perda de réplica por morte dos indivíduos nesses tratamentos poderia influenciar nas análises estatísticas posteriores. Os aquários foram aleatorizados na sala de experimento e após a montagem foram preenchidos com 16 litros de água filtrada cada (Fig. 2). Após a aclimatação dos bivalves, os mais aptos e com tamanhos semelhantes foram selecionados e em cada aquário foram inseridos 30 indivíduos (*C. fluminea*, média do comprimento valvar= 30,82 mm e peso médio=10,02 g e *L. fortunei*, média comprimento valvar=23,80 mm e peso médio= 5,06 g). Logo em seguida foram adicionados 2 litros do concentrado (zooplâncton mais fitoplâncton) em todos os aquários.

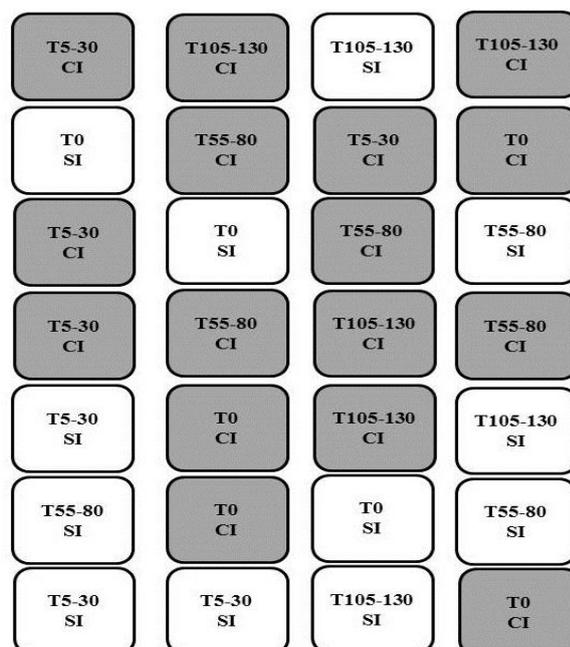


Fig. 2. Esquema de como ficou a aleatorização dos aquários na sala de experimentos. CI = com indivíduo; SI = sem indivíduos.

3.2.3 Amostragem e mensurações

Os experimentos, tanto com *L. fortunei* quanto de *C. fluminea* foram efetuados com iluminação constante durante 12 horas. Para o controle das condições abióticas, os valores de pH, oxigênio dissolvido (mg/L), temperatura (°C), condutividade elétrica ($\mu\text{S}/\text{cm}$) e turbidez (NTU) foram monitorados e mensurados no tempo 0 (início), tempo 3 (após três horas), tempo 6 (após seis horas), tempo 9 (após nove horas) e tempo 12 (final do experimento). As amostras biológicas foram tomadas no início (**IN**) e ao final (**FI**) dos experimentos. Utilizou-se uma mangueira de silicone em movimento circular, para a retirada de 250 ml, utilizados como amostras de zooplâncton (56 amostras totais) e 100 ml para cada amostra de fitoplâncton (56 amostras totais). As amostras para contagem de zooplâncton foram fixadas com solução de formol 4% tamponado com carbonato de cálcio (Schander 1985), e as amostras de fitoplâncton foram preservadas com uma solução acidificada de lugol.

A análise qualitativa do zooplâncton foi realizada com auxílio de microscópio óptico utilizando-se de literatura recomendada (Kost 1978; Reid 1985; Matsumura Tundisi 1986; Elmoor Loureiro 1997). E as triagens quantitativas do fitoplâncton foram realizadas com microscópio invertido de acordo com metodologias propostas por Utermöhl (1958) e identificadas com auxílio de literatura adequada (Komarék e Fott 1983; Krammer-Lange-Bertalot 1988, 1991)

3.2.4 Análises estatísticas

Para verificar se houve efeito da turbidez sobre a predação dos bivalves invasores nas comunidades planctônicas foram realizadas análises de variância (ANOVA) entre as densidades de zooplâncton e fitoplâncton no início e no fim para cada nível de turbidez. Testes de Fisher *a posteriori* foram então realizados para determinação de significância (considerando $p < 0,05$) entre cada par de tratamentos.

Para a visualização da densidade e proporção dos itens ingeridos pelos bivalves invasores foram confeccionados gráficos de barras empilhadas. Para a avaliação do efeito da predação de *L. fortunei* e *C. fluminea* para cada grande grupo de plâncton (densidade inicial menos densidade final) nos diferentes níveis de turbidez foram realizadas análises de variância (ANOVA) entre as diferenças observadas nas densidades dos grupos de zooplâncton e fitoplâncton no início e no fim dos experimentos. O efeito da predação foi transformado em porcentagem devido às diferenças nas densidades entre os grupos tomando o cuidado de

transformar apenas em porcentagem os grupos com densidades elevadas (> 20 ind/L). Assim, apesar de presentes, as famílias de fitoplâncton: (Zygnemaphyceae, Chrysophyceae e Euglenophyceae) foram removidas da análise.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Monitoramento das variáveis abióticas

Em ambos os experimentos não houve modificações das variáveis abióticas entre os tratamentos ou entre as réplicas ($p > 0,05$) e, com exceção da turbidez, os desvios dos valores durante os experimentos foram muito pequenos (Tabela 1). O pH em média foi de 6,41, enquanto a concentração de oxigênio dissolvido foi em torno de 7,10 mg/L. A média da condutividade foi de 65,86 $\mu\text{S}/\text{cm}$, e a temperatura da água ficou em média de 25,81 °C. A turbidez foi a única variável manipulada para que as quantidades de partículas inorgânicas em suspensão se mantivessem dentro da categoria estabelecida (Tabela 1).

Tabela 1. Valores médios e desvio padrão (\pm) das variáveis abióticas nos experimentos (*L. fortunei* e *C. fluminea*) nos tratamentos sem indivíduos (S/ indivíduos) e com indivíduos (C/ indivíduos) nos diferentes níveis de turbidez. **O.D**= oxigênio dissolvido, **Cond.**=condutividade, **Temp.**=temperatura, **Turb.**=turbidez.

<i>L. fortunei</i>										
	S/ Indivíduos					C/ Indivíduos				
	pH	O.D (mg/L)	Cond. (μ S/cm)	Temp. ($^{\circ}$ C)	Turb. (NTU)	pH	O.D (mg/L)	Cond. (μ S/cm)	Temp. ($^{\circ}$ C)	Turb. (NTU)
T0	6,34 (\pm 0,01)	7,24 (\pm 0,08)	69,40 (\pm 0,73)	25,80 (\pm 0,20)	2,72 (\pm 0,69)	6,36 (\pm 0,01)	6,53 (\pm 0,02)	69,20 (\pm 1,73)	26,50 (\pm 0,21)	0,84 (\pm 1,41)
T5-30	6,40 (\pm 0,010)	7,24 (\pm 0,17)	65,90 (\pm 0,52)	25,71 (\pm 0,35)	26,80 (\pm 1,50)	6,58 (\pm 0,01)	7,02 (\pm 0,08)	71,00 (\pm 1,42)	26,10 (\pm 0,09)	19,60 (\pm 1,77)
T55-80	6,37 (\pm 0,01)	7,15 (\pm 0,240)	63,90 (\pm 0,32)	25,90 (\pm 0,10)	77,20 (\pm 4,84)	6,30 (\pm 0,01)	6,65 (\pm 0,20)	67,20 (\pm 0,42)	26,00 (\pm 0,18)	74,10 (\pm 0,92)
T105-130	6,35 (\pm 0,01)	6,76 (\pm 0,20)	59,10 (\pm 0,60)	26,00 (\pm 0,32)	128,00 (\pm 1,73)	6,28 (\pm 0,00)	6,95 (\pm 0,30)	66,40 (\pm 1,16)	26,00 (\pm 0,31)	116,00 (\pm 12,01)
<i>C. fluminea</i>										
T0	6,44 (\pm 0,04)	6,93 (\pm 0,31)	69,73 (\pm 0,23)	25,46 (\pm 0,04)	2,96 (\pm 0,12)	6,41 (\pm 0,13)	6,7 (\pm 0,34)	71,36 (\pm 4,94)	25,46 (\pm 0,04)	1,8 (\pm 0,21)
T5-30	6,52 (\pm 0,06)	6,95 (\pm 0,15)	66,90 (\pm 1,26)	25,5 (\pm 0,21)	22,33 (\pm 1,24)	6,49 (\pm 0,05)	6,59 (\pm 0,33)	69,9 (\pm 6,43)	19,27 (\pm 8,87)	21,33 (\pm 1,69)
T55-80	6,45 (\pm 0,02)	6,73 (\pm 0,22)	64,66 (\pm 6,78)	25,53 (\pm 0,09)	71,33 (\pm 2,62)	6,44 (\pm 0,00)	6,91 (\pm 0,16)	62,53 (\pm 0,41)	25,43 (\pm 0,04)	70,00 (\pm 1,63)
T105-130	6,51 (\pm 0,04)	6,99 (\pm 0,02)	59,90 (\pm 1,36)	25,5 (\pm 0,00)	111,66 (\pm 4,64)	6,46 (\pm 0,03)	6,65 (\pm 0,25)	63,06 (\pm 5,13)	25,56 (\pm 0,09)	116,00 (\pm 4,32)

3.3.2 Efeito da predação de *L. fortunei* e *C. fluminea* no zooplâncton

Os resultados de predação total de zooplâncton nos diferentes níveis de turbidez apresentaram comportamento de forrageio diferente entre as duas espécies. Para *C. fluminea*, os tratamentos intermediários T5-30 e T55-80 foram os que obtiveram menor porcentagem de predação, com as maiores nos tratamentos extremos T0 e T105-130, o inverso ocorreu para *L. fortunei* (Fig. 4A). Para a predação de fitoplâncton não houve diferença ($p < 0,05$) entre os tratamentos de *C. fluminea*, e *L. fortunei* foi significativo com a menor porcentagem de predação no tratamento T0 (Fig. 4B).

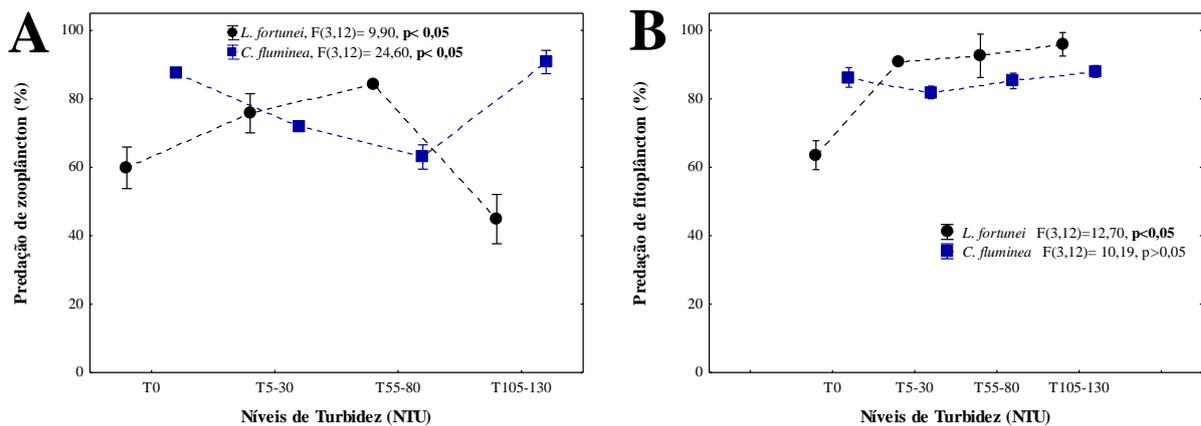


Fig. 4. Análise de Variância (ANOVA) entre a porcentagem de predação total de zooplâncton (A), e total de fitoplâncton (B), pelos bivalves *L. fortunei* e *C. fluminea* nas quatro categorias de turbidez (NTU).

3.3.3 Efeito da predação no plâncton

Os valores de densidade média tanto para zooplâncton (média de 350 ind/L) quanto para fitoplâncton (média de 500 ind/L) foram considerados valores adequados e a composição semelhantes na natureza. Portanto, o efeito da predação pode ser quantificado nos diferentes níveis de turbidez. Através da análise das densidades tanto de fitoplâncton quanto de zooplâncton, no início e no fim de cada experimento, foi possível comprovar que não houve sedimentação das comunidades e o que poderia interferir nos resultados (Fig. 3). Apesar dos experimentos terem sido realizados em momentos distintos, os valores de densidades encontrados foram muito próximos para ambos os grupos (Fig. 3). Considerando as densidades no início e no fim dos experimentos não foram observadas diferenças significativas ($p < 0,05$) para os tratamentos SI (controle) para zooplâncton (Fig. 3A e 3B). A comunidade fitoplâncton teve diferenças significativas entre os aquários com diferentes níveis de turbidez, mas todos os tratamentos SI foram significativos (Fig. 3C e Tabela 2). Os tratamentos CI (com indivíduos) todos foram significativos ($p < 0,01$) para ambas as comunidades planctônicas (Fig. 3A, 3B, 3C, 3D e Tabela 2).

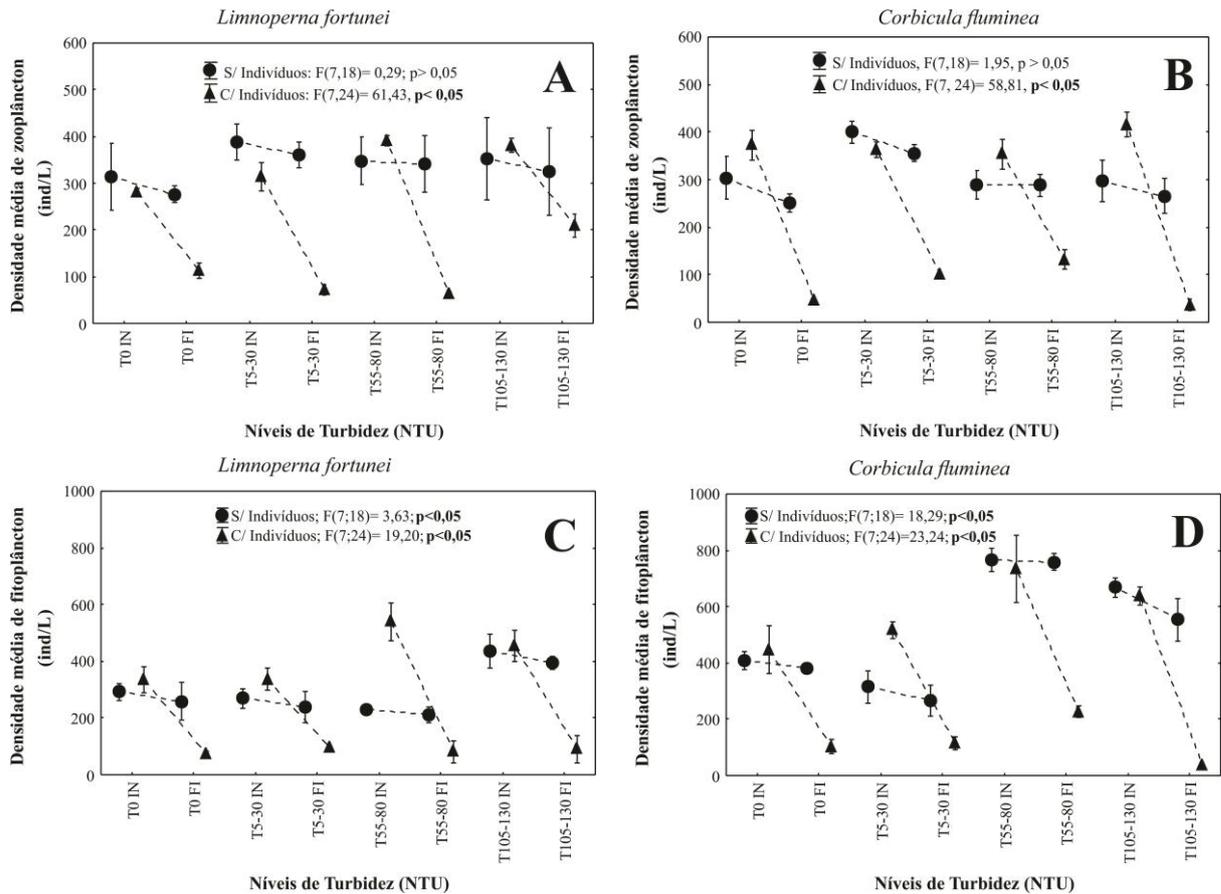


Fig. 3. Análise de Variância (ANOVA) entre os diferentes tipos de turbidez e os tratamentos sem Indivíduos (SI-controle) e com Indivíduos (CI- com indivíduos) nos períodos IN (início do experimento) FI (final do experimento).

Tabela 2. Teste de Fisher com os valores de significância ($p<0,01$) considerando os pares iniciais contra final de cada tratamento (S/ Indivíduos e C/ Indivíduos), nos diferentes níveis de turbidez dos experimentos.

Zooplâncton	<i>L. fortunei</i>		<i>C. fluminea</i>	
	S/ Indivíduos	C/ Indivíduos	S/ Indivíduos	C/ Indivíduos
T0	0,66	<0,01	0,20	<0,01
T5-30	0,76	<0,01	0,30	<0,01
T55-80	0,93	<0,01	0,97	<0,01
T105-130	0,76	<0,01	0,38	<0,01
Fitoplâncton				
T0	0,56	<0,01	0,53	<0,01
T5-30	0,63	<0,01	0,48	<0,01
T55-80	0,79	<0,01	0,91	<0,01
T105-130	0,50	<0,01	0,16	<0,01

3.3.4 Densidade de zooplâncton

Em ambos os experimentos (*L. fortunei* e *C. fluminea*) foram verificados padrões similares na composição dos grupos de zooplâncton. O grupo mais abundante foi náuplio (tamanhos entre 100-200µm), seguido por Cyclopoida (350-600 µm), Calanoida (400-1000 µm), Cladocera (200-800 µm) e Rotifera (150-350 µm), que apresentaram praticamente a mesma densidade, com Tecameba (50-150 µm) sendo o grupo com menores densidades (Fig. 5). Os resultados mostram a evidente predação dessa comunidade nos tratamentos com indivíduos (CI). No experimento com *L. fortunei*, os tratamentos T5-30 e T55-80 foram os que registaram maior predação, sendo náuplio o grupo menos predado (Fig. 5).

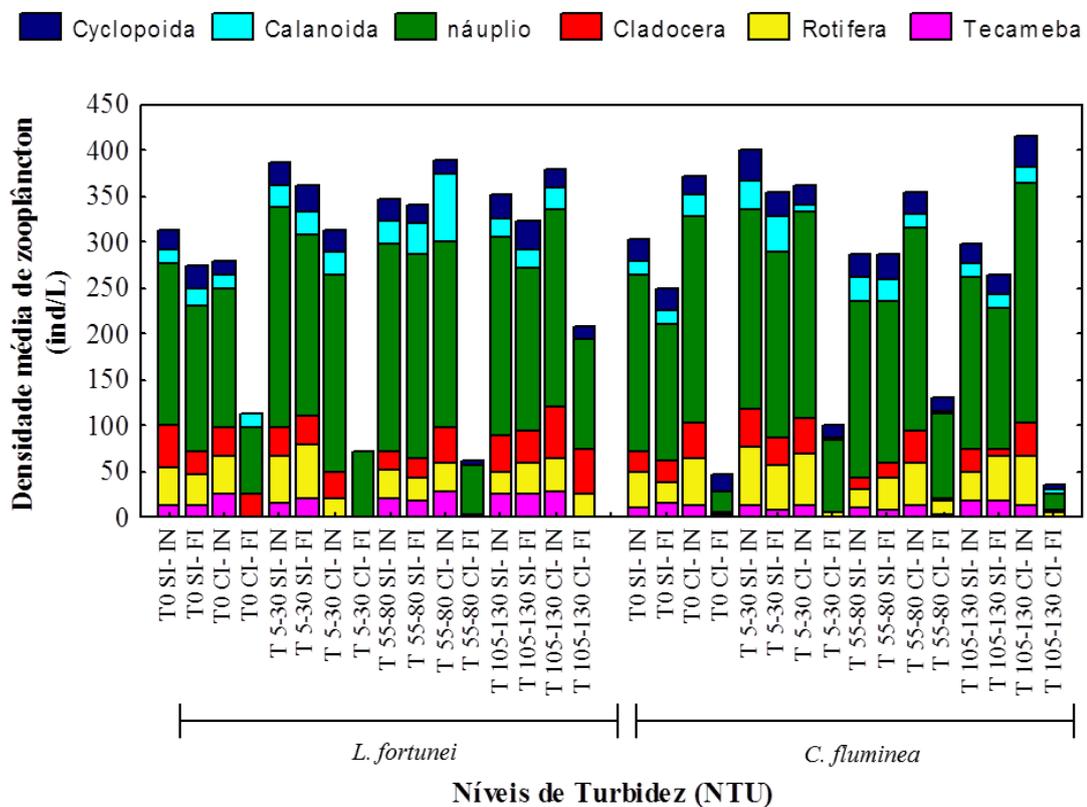


Fig. 5. Densidade média (ind/L) dos grupos de zooplâncton nos diferentes tratamentos. SI (sem indivíduos), CI (com indivíduos), IN (início do experimento), FI (final do experimento) nas quatro categorias de turbidez (T0, T5-30, T55-80, T105-130).

A porcentagem de predação de Tecameba não foi significativamente ($p < 0,05$) diferente entre os tratamentos, com média de predação acima de 80% (Fig. 6A). Para Rotifera a predação foi significativa para *L. fortunei*, com elevadas porcentagens de predação nos primeiros tratamentos decrescendo com alta turbidez como no tratamento T105-130 NTU

(Fig. 6B). A predação sobre Cladocera foi significativa apenas para *L. fortunei* com maiores porcentagens de captura nas categorias de turbidez de T5-30 e T55-80 NTU (Fig. 6C). Para náuplio foi verificado comportamento inverso de captura entre as duas espécies invasoras, com maior porcentagem de predação de *L. fortunei* nos níveis de turbidez intermediários onde *C. fluminea* teve as menores porcentagens (Fig. 6D). Para Cyclopoidas espécies tiveram também comportamento de predação diferenciado onde em altas turbidez (T105-130) *L. fortunei* teve as menores porcentagens de predação e *C. fluminea* a maior (Fig. 6E). Efeitos significativos de predação sobre Calanoida foram observados apenas para *L. fortunei*, com baixa predação quando o nível de turbidez esteve extremamente baixo (T0) (Fig. 6F).

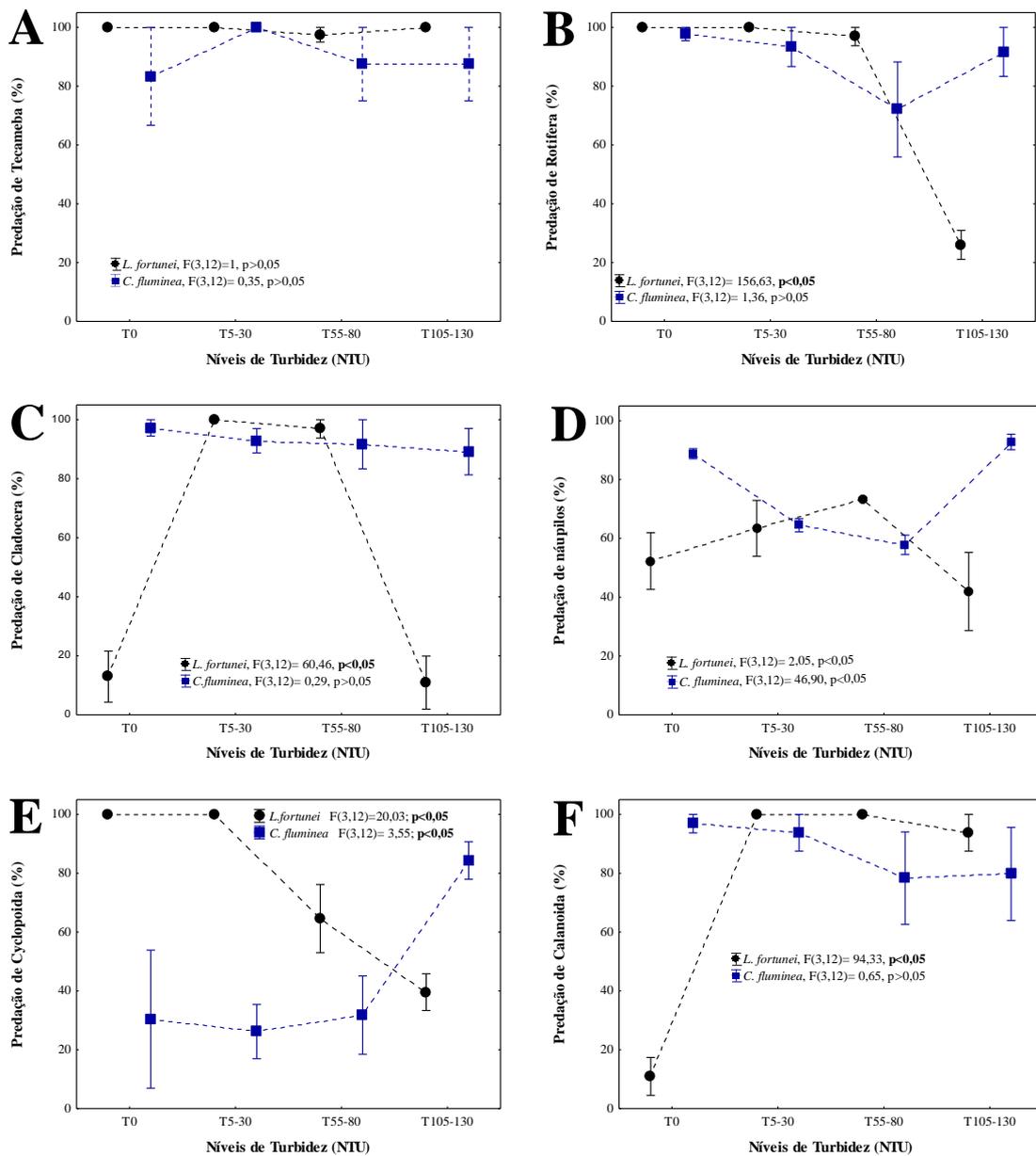


Fig. 6. Análise de Variância (ANOVA) entre a porcentagem de predação dos grupos de zooplâncton nas quatro categorias de turbidez (NTU)

3.3.5 Densidade de fitoplâncton

Nos experimentos foi registrada uma alta densidade das famílias Cyanophyceae, Bacillariophyceae e Chlorophyceae com Cryptophyceae sendo registrada em altas densidades apenas para o experimento com *C. fluminea* (Fig. 7). Porém, em ambos os experimentos foi observado o efeito da predação nos tratamentos com bivalves (CI) nos diferentes níveis de turbidez (Fig. 7). Houve o registro de outras famílias como Zygnemaphyceae, Chrysophyceae, e Euglenophyceae, mas como a densidade foi baixa optou por não avaliar o efeito destas, as quais estão representadas pela categoria denominada Outros (Fig. 7).

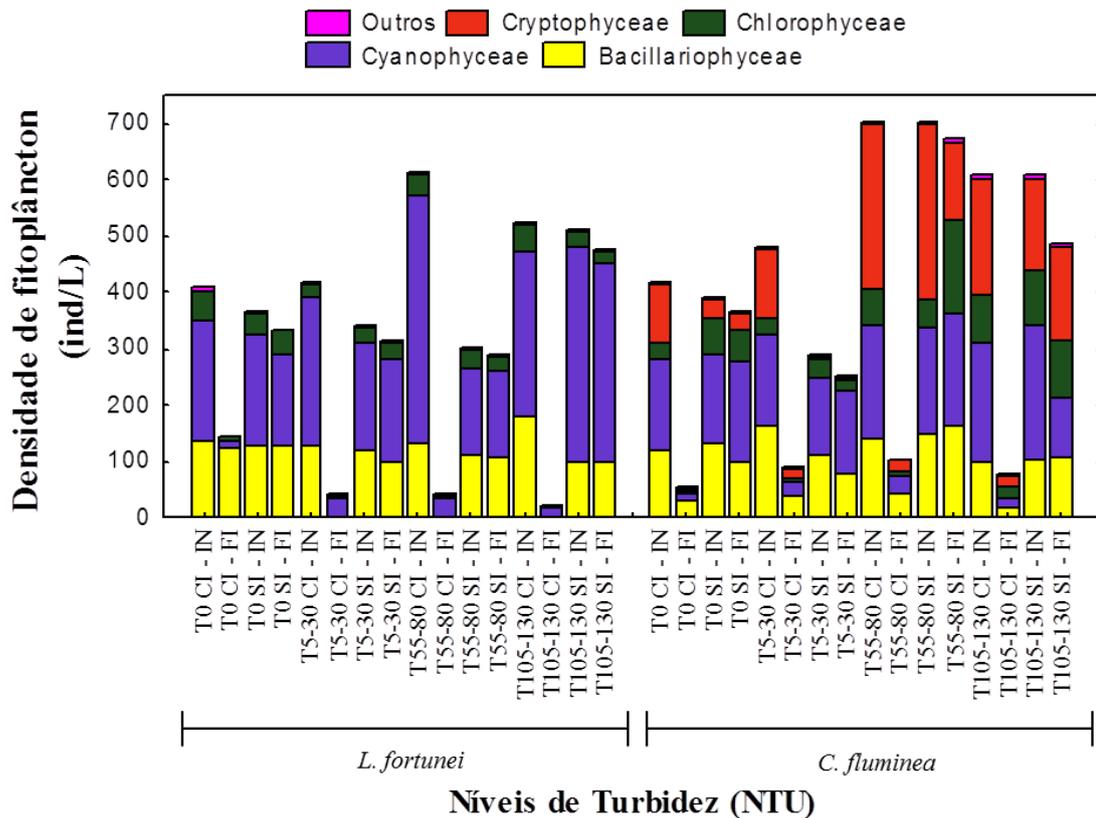


Fig. 7. Densidade média (ind/L) dos grupos de fitoplâncton nos diferentes tratamentos. SI (sem indivíduos), CI (com indivíduos), IN (início do experimento), FI (final do experimento) nas quatro categorias de turbidez (T0, T5-30, T55-80, T105-130).

3.3.6 Efeito da predação de *L. fortunei* e *C. fluminea* no fitoplâncton

Em altas concentrações de turbidez a predação de *L. fortunei* sobre a família Bacillariophyceae foi extremamente elevada obtendo 100% de captura nos tratamentos T0, T5-30 e T105-130 e para *C. fluminea* não foi verificada diferenças na predação nos diferentes níveis de turbidez (Fig. 8A). As porcentagens de predação das famílias Cyanophyceae, Chlorophyceae e Cryptophyceae não tiveram diferenças significativas ($p < 0,05$) entre os níveis de turbidez (Fig. 8B, 8C e 8D).

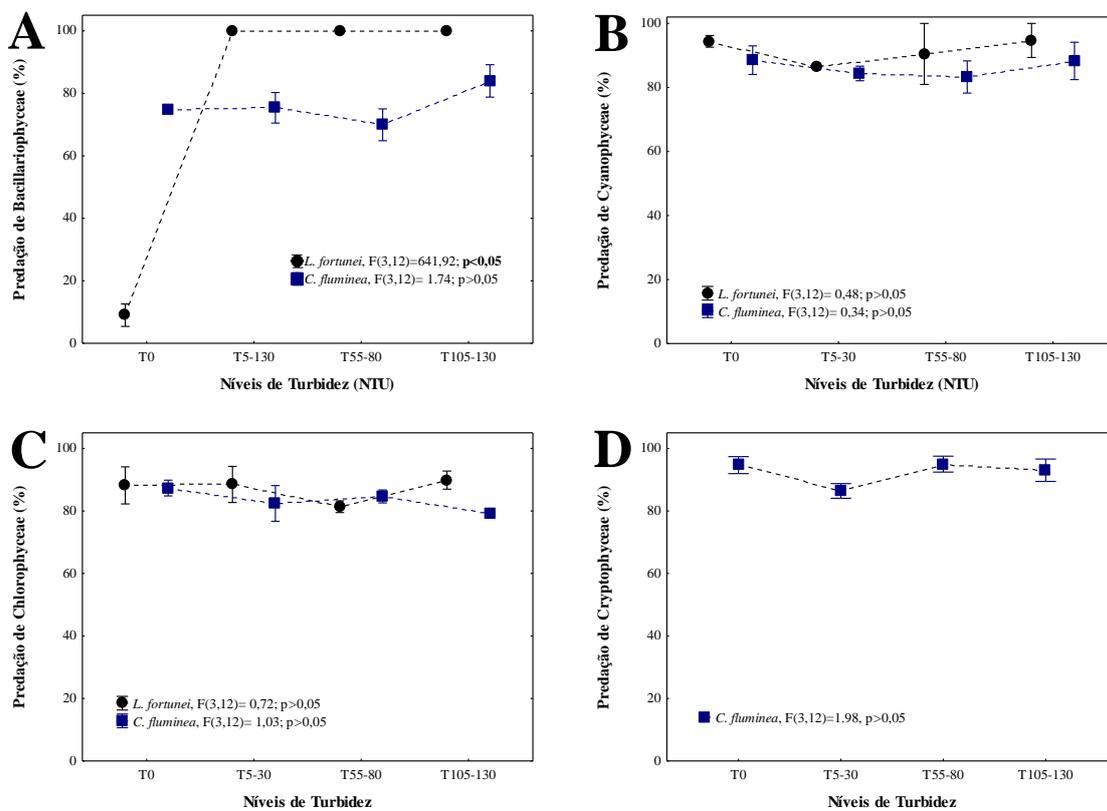


Fig. 8. Análise de Variância (ANOVA) entre a porcentagem de predação dos grupos de fitoplâncton pelos bivalves *L. fortunei* e *C. fluminea* nas quatro categorias de turbidez (NTU).

3.4 DISCUSSÃO

Os resultados obtidos com os experimentos refutaram em parte nossa hipótese inicial que quanto maior os níveis de turbidez menor seriam a predação dos bivalves invasores. Quando avaliados tanto zooplâncton quanto fitoplâncton sem a separação por grupos ou famílias foi verificado que na comunidade de fitoplâncton não houve nenhuma influencia da predação com aumento da turbidez, com elevada porcentagem de predação em todos os

tratamentos e pode ser uma das explicações para o fitoplâncton ser o principal componente na dieta desses bivalves. Zooplâncton obteve relação negativa para *C. fluminea* até a categoria T55-80 e para *L. fortunei* obteve relação positiva de predação até esta categoria.

Nossa primeira predição foi corroborada com as espécies *L. fortunei* e *C. fluminea* sendo afetadas as predações diferentemente pela turbidez. As espécies apresentaram comportamento de forrageio diferenciado enquanto *C. fluminea* apresentou as menores porcentagens de predação em categorias intermediárias e altas nas extremas, *L. fortunei* teve um comportamento inverso com as maiores porcentagens de predação nas categorias intermediárias de turbidez e as menores nas categorias extremas.

Essas diferenças no padrão de captura entre as duas espécies pode ser explicada pelas diferenças fisiológicas entre elas principalmente na taxa de filtração. Muitos estudos enfatizam a superioridade da taxa de filtração de *L. fortunei* em relação a outros bivalves como *C. fluminea* (Way et al. 1990; Silverman et al. 1997) e *D. polymorpha* (Reeders e Bij de Vaate 1990; Silverman et al. 1997; Horgan e Mills 1997; Diggins 2001) com taxas até de 100 vezes maior que *C. fluminea* em temperaturas em torno de 25 °C propícias a filtração.

Essa diferença nas taxas de filtração foi bem explorada em estudos que relacionam essas taxas com temperatura e oxigenação (Boltovskoy e Cataldo 1999; Darrigran 2002; Cataldo et al. 2005; Sylvester et al. 2005; Pestana et al. 2010) porém apenas estudos com *D. polymorpha* avaliam essas taxas com a variável turbidez (Schneider et al. 1998; Madon et al. 1998). Apesar das diferenças nas taxas de filtração entre as duas espécies, os resultados mostraram que há diferenças evidentes em relação às estratégias de forrageamento entre as duas espécies.

O conhecimento do comportamento de forrageio dessas espécies é importante, pois muitas das extinções de bivalves nativos são atribuídas à competição por alimento entre elas e essas duas invasoras (Takeda et al. 2000; Darrigran & Damborenea, 2011; Strayer 2012). Entretanto, essa competição pode ocorrer entre as espécies invasoras como demonstrado para os mexilhões *Dreissena rostriformis bugensis* Andrusiv, 1897 que causou o declínio de *D. polymorpha* (Zhulidov et al. 2010).

Essa competição pode acontecer entre *C. fluminea* e *L. fortunei*, pois na maioria dos ambientes aquáticos invadidos há o registro dessas duas espécies colonizando os sedimentos com altas densidades. A diferença no comportamento entre as espécies sugere que não há competição pois apresentam estratégias diferenciadas nas mesmas condições de turbidez, temperatura e oxigênio. Apesar de a taxa de filtração de *L. fortunei* ser bem superior ao de *C. fluminea* em algumas situações esta pode levar vantagem sobre *L. fortunei* como em situações

extremas de turbidez, principalmente em relação à captura de zooplâncton o que provavelmente explica a coocorrência destas na maioria dos ambientes invadidos.

Essas diferenças são ainda mais notáveis quando avaliamos a comunidade de zooplâncton separada por grupos, dependendo da espécie de bivalve e a concentração de partículas inorgânicas em suspensão os grupos podem ser mais ou menos predado. Esse foi o objetivo de nossa segunda predição a qual foi corroborada em parte a expectativa de que os grupos com maior locomoção teriam menor predação em baixos níveis de turbidez.

Em ambos os experimentos a predação de *Tecameba* foi acima de 80% que mostra que esse grupo sem locomoção a fuga é facilmente capturado independentemente da concentração de turbidez o mesmo verificado para Rotifera no experimento com *C. fluminea*. Dentre os grupos capturados por *C. fluminea* considerados aptos à fuga devida sua locomoção apenas Cyclopoida teve a porcentagem de predação alta apenas no tratamento com maior turbidez, devido que em alta concentração a fuga desse grupo é dificultada pelo atrito e impacto com as partículas inorgânicas em suspensão, tornando- os mais fáceis de serem capturados. A predação de náuplios também foi significativa que demonstra que esse grupo apresenta um certo poder de fuga, porém intermediário onde em baixa concentração é facilmente capturado por *C. fluminea*, e conforme aumenta a turbidez sua predação diminui, porém com a turbidez sua fuga torna-se ineficaz, mesmo motivo verificado para Cyclopoida.

No experimento com *L. fortunei* quando há baixa concentração de turbidez há maior captura dos grupos representados pelos Rotifera e Cyclopoida e menor para Calanoida. Esses resultados eram esperados tanto para Rotifera quanto para Calanoida, devido aos tratamentos com baixa turbidez favorecerem a predação de animais menores com pouca locomoção e favorecerem a fuga de maiores com maior locomoção. Em estudos realizados por Rojas Molina et al. (2010), (2011) e (2012) sobre a dieta de *L. fortunei*, verificou que alguns grupos de zooplâncton tem a capacidade de escapar da filtração não apenas pelo seu tamanho, mas também pela coordenação neuromuscular que facilita escapar as respostas a predação.

Apesar de Cyclopoida possuir locomoção parece não ser suficiente para inibir sua captura por *L. fortunei*, principalmente em concentrações baixas de turbidez. Apesar de Rojas Molina e José de Paggi (2008) e Fachini (2011), demonstrarem que os Cyclopoida, Calanoida e Cladoceros apresentem menor predação, efeito também relatado para *D. polymorpha* (MacIsaac et al. 1995), pudemos verificar que em diferentes situações esse padrão pode ser modificado como para Cladocera que apresentaram altíssima predação por *L. fortunei* em níveis de turbidez intermediários.

Estas modificações na predação ocorreram também quando avaliamos separadamente as famílias de fitoplâncton. Nossa terceira predição não foi corroborada, pois não foram todas as famílias que tiveram alta predação em níveis baixos de turbidez.

As algas da família Bacillariophyceae apresentaram baixa predação em categorias com turbidez extremamente baixa e foram totalmente predadas por *L. fortunei* em altas concentrações de turbidez. Nesta condição provavelmente o mexilhão opta por capturar algas com menor tamanho como as da família Chlorophyceae, já que *Aulacoseira granulata* uma alga filamentosa com tamanho maior foi a representante mais abundante de Bacillariophyceae. No experimento com *C. fluminea* não houve diferença significativa que pode ser explicada por nesse caso *Urosolenia eriensis* foi à alga mais abundante e possuem menor tamanho.

Esses resultados são muito intrigantes, pois em trabalhos sobre seletividade alimentar não há preferência principalmente por *L. fortunei* pelas algas dessa família (Baker et al. 1998; Bastviken et al. 1998; Fachini et al. 2012; Gazulha et al. 2012b). Essas diferenças demonstram a necessidade do conhecimento mais preciso da dieta desses bivalves utilizando de uma riqueza maior de algas e não apenas algas que são facilmente manipuláveis para experimento. Gazulha et al. (2012a,b) citam a necessidade de estudos em condições físicas e biológicas mais semelhante ao natural principalmente com algas que apresentam diferentes tamanhos e formatos.

As algas Cyanophyceae tiveram alta predação tanto para *C. fluminea* quanto para *L. fortunei* com predação acima de 80% em todos os níveis de turbidez. Este consumo elevado corrobora com que foi retratado para *D. polymorpha* (Bastviken et al. 1998; Dionisio-Pires et al. 2005) e para *L. fortunei* que não apresentaram efeitos negativos em suas taxas de filtração mesmo na presença de algas tóxicas como *Microcystis*, também registrado nesse estudo, portanto, a filtração dessa família realmente não parece ser afetada pela turbidez.

Os resultados para captura de Chlorophyceae que teve *Coelastrum* sp e Cryptophyceae com as algas *Chroomonas* sp e *Cryptomonas* sp as mais abundantes, mostram que as algas com menor tamanho são facilmente predadas por esses invasores. Essas famílias são exemplos que como deve se avaliar os padrões com outras algas não produzidas em laboratórios para certificar do real padrão de sua predação por esses bivalves. Estudos realizados Berg et al. (1996), Baker et al. (1998), Gazulha et al.(2012a,b) e Fachini et al. (2012) relatam que estudos além das famílias Bacillariophyceae e Cyanophyceae são extremamente necessários pois não se há nenhum conhecimento sobre o real impacto em diferentes condições sobre a maioria de outra famílias.

O estudo vem a contribuir com conhecimento para essa lacuna existente na ecologia dessas duas espécies invasoras, com contribuições importantes sobre como é a predação do plâncton por esses bivalves em diferentes condições de turbidez inorgânica. Diversos trabalhos tentam compreender a relação da chegada dos bivalves invasores e as alterações observadas na densidade e composição da comunidade plantônica dos ambientes invadidos (Boltovskoy et al. 1995; Bastviken et al. 1998; Oliveira e Calheiros 2000; Rojas Molina e Paggi (2008), (2010) e (2012); Cataldo et al. 2012; Frau et al. 2013). Entretanto, falta compreender como essa predação ocorre em diferentes condições não apenas de temperatura e oxigênio (Boltovskoy e Correa, 2015), mas com outras variáveis, como a turbidez, que é de extrema importância em rios tropicais.

Apesar de que a ausência dos organismos nos aquários não refleta necessariamente que estes foram usados como alimento (Fachini et al. 2011), mas de alguma forma há o impacto na retirada desses planctônicos dos ecossistemas aquáticos mesmo quando não digeridos pelos bivalves. A compreensão do forrageio em diferentes condições de turbidez é de grande valia na atualidade, já que os grandes rios da América do Sul vêm sofrendo com inúmeros represamentos em um efeito cascata que modifica drasticamente a condição abiótica natural, principalmente sobre a turbidez desses ambientes. Portanto, estes resultados podem tanto referenciar trabalhos futuros de conservação e manejo quanto seu efeito na cadeia alimentar em ambientes aquáticos.

REFERÊNCIAS

- Allen YC, Thompson BA, Ramcharan CW (1999) Growth and mortality rates of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in the lower Mississippi River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 56:748–759
- Atkinson CL, First MR, Cocich AP, Opsahl SP, Golladay SW (2011) Suspended material availability and filtration biodeposition processes performed by a native and invasive bivalve species in streams. *Hydrobiologia* 667:191–204
- Avelar WEP, Martins SL, Viana MP (2004) A new occurrence of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia, Mytilidae) in the State of São Paulo, *Brazilian Journal of Biology* 64: 739-742

- Baker SM, Levinton JS, Kurdziel JP, Schumway SE (1998) Selective feeding and biodeposition by zebra mussels and their relation to changes in phytoplankton composition and seston load. *Journal of Shellfish Research* 17 : 1207-1213
- Baines SB, Fisher NS, Cole JJ (2007) Dissolved organic matter and persistence of the invasive zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) under low food conditions. *Limnology Oceanography* 52:70–78
- Bastviken DTE, Caraco NF, Cole JJ (1998) Experimental measurements of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) impacts on phytoplankton community composition. *Freshwater Biology* 39: 375-386
- Beasley C, Tagliaro C, Figueiredo WB (2003) The occurrence of the Asian clam *Corbicula fluminea* in the lower Amazon Basin. *Acta Amazônica* 33: 317-323
- Berg DJ, Fisher SW, Landrum PF (1996) Clearance and processing of algal particles by zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). *Journal of Great Lakes Research* 22: 779-788
- Boltovskoy D, Izaguirre I, Correa N (1995) Feeding selectivity of *Corbicula fluminea* (Bivalvia) on natural phytoplankton. *Hydrobiologia* 312: 171–182
- Boltovskoy D, Cataldo D (1999) Population dynamics of *Limnoperna fortunei*, an invasive fouling mollusc, in the Lower Parana´ River (Argentina). *Biofouling* 14: 255–263
- Boltovskoy D, Karatayev A, Burlakova L, Cataldo D, Karatayev V, Sylvester F, Marinelarena A (2009a). Significant ecosystem-wide effects of the swiftly spreading invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei*. *Hydrobiologia* 636: 271–284
- Boltovskoy D, Sylvester F, Otaegui A, Leytes V, Cataldo D (2009b). Environmental modulation of the reproductive activity of the invasive mussel *Limnoperna fortunei* in South America. *Austral Ecology* 34: 719–730
- Boltovskoy D, Correa, AN (2015) Ecosystem impacts of the invasive bivalve *Limnoperna fortunei* (golden mussel) in South America *Hydrobiologia* 746:81–95

- Cataldo D, Boltovskoy D, Hermosa JL, Canzi C (2005) Temperature-dependent rates of larval development in *Limnoperna fortunei* (Bivalvia:Mytilidae). *Journal of Molluscan Studies* 71:41–46
- Cataldo D, Farrell IO, Paolucci E, Sylvester F (2012) Impact of the invasive golden mussel (*Limnoperna fortunei*) on phytoplankton and nutrient cycling. *Aquatic Invasions* 1: 91–100
- Cooper NL, Bidwell JR, Cherry DS (2005) Potential effects of Asian clam (*Corbicula fluminea*) die-offs on native freshwater mussels (Unionidae) II: porewater ammonia. *Journal of the North American Benthological Society* 24:381-394
- Darrigran G (2002) Potential impact of filter-feeding invaders on temperate inland freshwater environments. *Biological Invasions* 1–12.
- Darrigran GA, Damborenea MC (eds) (2006) Bio-invasion del mejillón dorado en el continente americano. Edulp, La Plata Argentina, 220 pp
- Darrigran G, Damborenea C (2011) Ecosystem Engineering Impact of *Limnoperna fortunei* in South America. *Zoological Science* 28: 1–7
- Diggins TP (2001) A seasonal comparison of suspended sediment filtration by quagga (*Dreissena bugensis*) and zebra (*D. polymorpha*) mussels. *Journal of Great Lakes Research* 27: 457–466
- Dionisio PLM, Bontes BM, Van Donk E, Ibelings BW (2005) Grazing on colonial and filamentous, toxic and non-toxic cyanobacteria by the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. *Journal of Plankton Research* 27: 331–339
- Elmoor-Loureiro MAL (1997) Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil. Brasília: Ed. Universa. 155p

- Fachini A (2011) Filtração do bivalve invasor *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857), o mexilhão dourado, sobre a comunidade planctônica natural e na presença de cianobactéria tóxica. MSc Thesis Diss, Universidade Federal do Rio Grande do Sul: 1–68
- Fachini A, Gazulha V, Pedrozo CS (2012) Os impactos do mexilhão- dourado sobre a comunidade planctônica. Cap.23, 255-261p. Mansur M, Dos Santos C, Pereira D, Paz I, Zurita M, Rodriguez M, Nehrke M, Bergonc IP Moluscos límnicos invasores no Brasil: biologia, prevenção, controle. Porto-Alegre: Redes Editora, 414 p
- Frau D, Rojas Molina F, Devercelli M, S. Jose´ De Paggi S (2013) The effect of an invading filter-feeding bivalve on a phytoplankton assemblage from the Parana´ system: a mesocosm experiment. Marine and Freshwater Behaviour and Physiology 45: 303–316
- Gazulha V, Mansur MCD, Cybis LF, Azevedo SMFO (2012a) Feeding behavior of the invasive bivalve *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) under exposure to toxic cyanobacteria *Microcystis aeruginosa*. Brazilian Journal of Biology 72: 41-49
- Gazulha V, Mansur MCD, Cybis LF, Azevedo SMFO (2012b) Grazing impacts of the invasive bivalve *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) on single- celled, colonial, and filamentous cyanobacteria. Brazilian Journal of Biology 72: 33-39
- Hakenkamp CC, Ribblet SG, Palmer MS, Swan CM, Reid JW, Goodison MR (2001) The impact of an introduces bivalve (*Corbicula fluminea*) on the benthos of a sandy stream. Freshwater Biology 46: 491-501
- Henley WF, Patterson MAA, Neves RJ, Dennis LA (2000) Effects of sedimentation and turbidity on lotic food webs: A concise review for natural resources managers. Reviews in Fisheries Science 8: 125-139
- Horgan MJ, Mills EL (1997) Clearance rates and filtering activity of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): implications for freshwater lakes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science 54: 249–255

- Hunter MD, Varley GC, Grandwell GR (1997) Estimating the relative roles of top-down and bottom-up forces on insect herbivore populations: A classic study revisited. *Ecology* 94: 9176-9181
- Ituarte CF (1981) Primeira noticia acerca de la presencia de pelecípodos asiáticos em el área rioplatense. *Neotropica* 27: 79-82
- Kolar CS, Lodge DM (2002) Ecological predictions and risk assessment for alien species. *Science* 298:1233-1236
- Komarék J, Fott B. (1983) Chlorophyceae (Grünalgen), Ordnung: Chlorococcales. In: Huberpestalozzi G (Ed.) *Das Phytoplankton des Süßwassers: systematik und biologie*. Stuttgart: E. schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. Die Binnengewässer, v. 16, no. 1, p. 7- 1044 p.
- Koste W (1978) *Rotatoria die Rädertiere Mitteleuropas begründet von Max Voight. Monogononta*. Berlin: Gebrüder Borntraeger. v.1, 673 pp.; v.2, 474 pp.
- Krammer K, Lange-Bertalot W (1988) Bacillariophyceae: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. In *Süßwasserflora von Mitteleuropa* (H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig, & D. Mollenhauer, eds.). Band 2/2. Gustav Fischer Verlag, Jena, p. 1-596.
- Krammer K, Lange-Bertalot W (1991) Bacillariophyceae: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. In *Süßwasserflora von Mitteleuropa* (H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig, & D. Mollenhauer, eds.). Band 2-3. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, p.1-576.
- MacIsaac HJ, Lonner CJ, Leach JH (1995) Suppression of microzooplankton by zebra mussels: importance of mussel size. *Freshwater Biology* 34: 379–387
- Madon SP, Schneider DW, Stoeckel JA, Spark RE (1998) Effects of inorganic sediment and food concentrations on energetic processes of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*: implications of growth in turbid rivers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 55:401–413

- Mansur MCD, Richinitti LMZ, Santos CP (1999) *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) molusco bivalve invasor na Bacia do Guaíba, rio Grande do Sul, Brasil. *Biociências* 7: 147-149
- Mansur M, Dos Santos C, Pereira D, Paz I, Zurita M, Rodriguez M, Nehrke M, Bergonc IP (2012) Moluscos límnicos invasores no Brasil: biologia, prevenção, controle. Porto-Alegre: Redes Editora, 414 p.
- Matsumura-Tundisi T (1986) Latitudinal distribution of Calanoida copepods in freshwater aquatic systems of Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 46: 527-553
- Morton B (1977) The population dynamics of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia: Mytilaceae). In Plover Cove Reservoir, Hong Kong. *Malacologia* 16 :165-182
- Oliveira MD, Calheiros DF (2000) Flood pulse influence on a phytoplankton community in south Pantanal floodplain, Brazil. *Hydrobiologia* 427:101–112
- Oliveira MD, Takeda AM, Barros LF, Barbosa DS, Resende EK (2006) Invasion by *Limnoperna* (Dunker, 1857) (Bivalvia, Mytilidae) of the Pantanal wetland, Brazil. *Biological Invasions* 8: 97-104
- Oliveira MD, Calheiros DF, Jacobi CM, Hamilton SK (2011) Abiotic factors controlling the establishment and abundance of the invasive golden mussel *Limnoperna fortunei*. *Biological Invasions* 13: 717-729
- Österling ME, Arvidsson BL, Greenberg LA (2010) Habitat degradation and the decline of the threatened mussel *Margaritifera margaritifera*: influence of turbidity and sedimentation on the mussel and its host. *Journal of Applied Ecology* 47: 759-768
- Pascual MA, Lancelotti JL, Ernst B, Ciancio JE, Aedo E, García-Asorey M (2009) Scale, connectivity, and incentives in the introduction and management of nonnative species: the case of exotic salmonids in Patagonia. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7: 533–540

- Pestana D, Ostrensky A, Pereira Boeger WA, Pie MR (2009) The effect of temperature and body size on filtration rates of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia, Mytilidae) under laboratory conditions. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 52: 135–144
- Reeders HH, Bij de Vaate A (1990) Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): a new perspective for water quality management. *Hydrobiologia* 200/201: 437–450
- Reid JW (1985) Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Boletim de Zoologia* 9: 17-143
- Ricciard A, Macisaac HJ (2000) Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species. *Trends in Ecology & Evolution* 15:62-65
- Ricciardi A (2007) Are modern biological invasions an unprecedented form of global change? *Conservation Biology* 21: 329–336
- Rojas Molina F, José De Paggi S (2008) Zooplankton in the Parana river floodplain (South America) before and after the invasion of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia). *Wetlands* 28: 695–702
- Rojas Molina F, Paggi JC, Devercelli M (2010) Zooplanktophagy in the natural diet and selectivity of the invasive mollusk *Limnoperna fortunei*. *Biological Invasions* 12: 1647–1659
- Rojas Molina F, S. José De Paggi S, Boltovskoy D (2011) Vulnerability of microcrustaceans to predation by the invasive filter-feeding mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 44: 329–338
- Rojas Molina F, S. José De Paggi S, Frau D (2012) Impacts of the invading golden mussel *Limnoperna fortunei* on zooplankton: A mesocosm experiment. *Zoological Studies* 51: 733–744

- Schaden R (1985) Manual de técnicas para a preparação de coleções zooólicas. Sociedade Brasileira de zoologia. São Paulo, cap 10, p. 1-17.
- Schneider DW, Madon SP, Stoeckel JA, Spark RE (1998) Seston quality controls zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) energetics in turbid rivers. *Oecologia* 117:331–341
- Silverman H, Nichols SJ, Cherry JS, Achberger E, Lynn JW, Dietz TH (1997) Clearance of laboratory-cultured bacteria by freshwater bivalves: differences between lentic and lotic unionids. *Canadian Journal of Zoology* 75: 1857–1866
- Simberloff D (2011) How common are invasion-induced ecosystem impacts? *Biol Invasions* 13:1255-1268
- Simon KS, Townsend CR (2003) Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organization, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater Biology* 48: 982–994
- Sousa R, Antunes C, Guilhermino L (2008) Ecology of the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in aquatic ecosystems: an overview. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* 44:85-94
- Sousa R, Morais P, Antunes C (2011) Biological invasions and ecosystem functioning: time to merge. *Biological Invasions* 13:1055-1058
- Strayer DL (2012) Eight questions about invasions and ecosystem functioning. *Ecology Letters*. 15:1199-1210
- Sylvester F, Dorado J, Boltovskoy D, Juárez A, Cataldo D (2005) Filtration rates of the invasive pest bivalve *Limnoperna fortunei* as a function of size and temperature. *Hydrobiologia* 534: 71–80
- Sylvester F, Boltovskoy D, Cataldo D (2007) Fast response of freshwater consumers to a new trophic resource: Predation on the recently introduced Asian bivalve *Limnoperna fortunei* in the lower Parana river, South America. *Austral Ecology* 32: 403–415

- Takeda AM, Higuti J, Fujita DS, Bubena MR (2000) Proliferação de uma espécie de bivalve invasora, *Corbicula fluminea*, na área alagável do Alto Rio Paraná (Brasil). In Seminário Brasileiro sobre Água de Lastro 1, Arraial do Cabo, p. 11.
- Takeda AM, Mansur MCD, Fujita DS, Bibian JPR (2003) Ocorrência da espécie invasora de mexilhão dourado, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857), em dois pequenos reservatórios próximos a Curitiba, PR. Acta Biologica Leopoldensia, Rio Grande do Sul 25: 251-254
- Uthermöhl H (1958) Zur Vervollkommung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. Mit. int. Verein. theor. angew. Limnology 9:1-38
- Way CM, Hornbach DJ, Miller-Way CA, Payne BS, Miller AC (1990) Dynamics of filter feeding in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae). Canadian Journal of Zoology 68: 115–120
- Weitere M, Dahlmann J, Viergutz C, Arndt H (2008) Differential grazer-mediated effects of high summer temperatures on pico- and nanoplankton communities. Limnology and Oceanography 53:477-486
- Zhulidov AV, Kozhara AV, Scherbina GH, Nalepa TF, Protasov A, Afanasiev SA, Pryanichnikova EG, Zhulidov DA, Gurtovaya TY, Pavlov DF (2010) Invasion history, distribution, and relative abundances of *Dreissena bugensis* in the old world: a synthesis of data. Biological Invasions 12: 1923–1940

4 CONCLUSÕES FINAIS

Os dois tópicos vem contribuir sobre a ecologia desses bivalves invasores respondendo questões pertinentes na ciência. No primeiro tópico, verificamos que a dinâmica populacional do mexilhão dourado apresenta padrões diferentes dos estabelecidos para reservatórios, onde em planícies de inundação há uma maior dificuldade de seu estabelecimento. Nas diferentes classes etárias os requerimentos pelas condições ambientais demonstraram mudar conforme o

estágio de desenvolvimento. Em classes etárias menores as condições com altos valores de turbidez provavelmente orgânica, fósforo total além de uma oxigenação abundante e elevada porcentagem de seixos são o cenário propício para uma maior probabilidade de ocorrência dessa espécie. Porém, os indivíduos já estabelecidos provavelmente mais tolerantes as mudanças ambientais necessitam de um ambiente onde o alimento, expresso pela clorofila-a, seja abundante para suprir sua alta taxa de filtração. No segundo tópico, o conhecimento obtido através dos experimentos com *C. fluminea* e *L. fortunei* em diferentes condições de turbidez veio a contribuir com o comportamento de forrageio destas duas espécies invasoras. As respostas sobre a predação principalmente sobre os diferentes grupos de zooplâncton são importantíssimas, já que o preenchimento dessa lacuna na ecologia desses bivalves invasores é pertinente e constantemente levantado como necessária por diversos autores. Portanto, algumas questões, como a coocorrência dessas espécies na maioria dos ambientes aquáticos não era compreendida. As diferenças no comportamento na captura de alimentos pode ser a principal explicação de como essas duas espécies com taxas de filtração tão discrepantes possam coexistir no mesmo habitat, já que mesmo com uma taxa de filtração bem elevada *L. fortunei* em muitas situações de turbidez apresentou ser menos efetivo na captura de alguns grupos de zooplâncton em relação a *C. fluminea*. As conclusões dos dois tópicos ampliarão o conhecimento da ecologia desses bivalves invasores dando suporte para futuros trabalhos.