

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

NATÁLIA CARNIATTO

**Efeitos de plantas aquáticas invasoras e anfíbia sobre a eficiência de  
forrageamento e a dieta de peixes associados**

Maringá  
2018

NATÁLIA CARNIATTO

**Efeitos de plantas aquáticas invasoras e anfíbia sobre a eficiência de forrageamento e a dieta de peixes associados**

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 de título de Doutor em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientador: Dr.<sup>a</sup> Rosemara Fugi

Coorientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz

Maringá  
2018

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

C289e Carniatto, Natália, 1987-  
Efeitos de plantas aquáticas invasoras e anfíbia sobre a eficiência de forrageamento e a dieta de peixes associados / Natália Carniatto.-- Maringá, 2018.  
82 f. : il.

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2018.  
Orientadora: Dr.<sup>a</sup> Rosemara Fugì  
Coorientador: Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz.

1. Ecologia de água doce - Interação peixe-planta - Cadeia alimentar. 2. Macrófitas aquáticas invasoras - Peixes associados. 3. Macrófitas anfíbias - Peixes associados. 4. Peixes de água doce - Disponibilidade alimentar. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23, ed. -577.6416  
NBR/CIP - 12899 AACR/2

NATÁLIA CARNIATTO

**Efeitos de plantas aquáticas invasoras e anfíbia sobre a eficiência de forrageamento e a dieta de peixes associados**

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 de título de Doutor em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Dr.<sup>a</sup> Rosemara Fugi  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Ana Paula Vidotto Magnino  
Universidade Estadual de Londrina (UEL)

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

Dr.<sup>a</sup> Cláudia Costa Bonecker  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Prof. Dr. Erivelto Goulart  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 29 de março de 2018.

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

## AGRADECIMENTOS

À minha orientadora, Rosemara Fugi, por tantos anos de orientação, apoio, paciência, compreensão, ensinamentos e exemplo.

Ao meu coorientador, Sidinei Magela Thomaz, pelas oportunidades e orientação.

A todos os amigos de laboratório, em especial Marlene Rodrigues da Silva, Maria Julia Mileo Ganassin, Bárbara Angélio Quirino e Eduardo Ribeiro da Cunha (macrófitas), pelas risadas, companheirismo e ensinamentos.

A todos os docentes do PEA/Nupélia, fundamentais na minha formação.

Aos professores Dr.<sup>a</sup> Claudia Costa Bonecker, Dr. Erivelto Goulart, Dr.<sup>a</sup> Ana Paula Vidotto Magnoni e Dr. Mario Luis Orci aceitarem a participação da banca.

À gentil equipe da secretaria e biblioteca, Aldenir Cruz Oliveira, Elizabete Custódio da Silva, Jocemara Celestino dos Santos, Maria Salete Ribelatto Arita e João Fábio Hildebrandt.

Aos funcionários vinculados ao Nupélia, que garantem suporte ao trabalho de campo, especialmente Valmir Teixeira, Celso Pereira dos Santos, Sebastião Rodrigues e Alfredo Soares da Silva.

À minha mãe, irmãs e marido.

Ao Nupélia, pela infra-estrutura.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA).

E ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelo suporte financeiro.

# Efeitos de plantas aquáticas invasoras e anfíbia sobre a eficiência de forrageamento e a dieta de peixes associados

## RESUMO

Os efeitos de macrófitas invasoras sobre comunidades aquáticas nativas têm sido um enfoque importante nos estudos de relações ecológicas. Foram avaliados os efeitos potenciais de macrófitas invasoras sobre a disponibilidade de alimento e a composição da dieta de peixes associados, utilizando abordagem de campo e experimental. Em campo, foram avaliados os efeitos de *Urochloa arrecta* sobre a disponibilidade de invertebrados, a composição da dieta e a eficiência de forrageamento de quatro espécies de peixes de pequeno porte que vivem a ela associadas. Os resultados indicaram que *U. arrecta* não é um *habitat* de alimentação tão favorável para os peixes quanto a nativa *Eichhornia azurea*, usada como controle, considerando que a abundância de invertebrados foi significativamente maior na nativa e a composição da dieta dos peixes também variou entre as macrófitas. Investigou-se experimentalmente a composição, abundância, riqueza e diversidade de invertebrados oferecidos pela invasora *Hydrilla verticillata*, e os potenciais efeitos sobre a composição da dieta, amplitude do nicho trófico e eficiência de forrageamento dos peixes a ela associados. Utilizou-se a macrófita nativa *Egeria najas* como controle, como ambas são submersas e possuem arquitetura e complexidade física muito semelhante. Não foi encontrada evidência de que *H. verticillata* afete a densidade de invertebrados associados, e como consequência a dieta e a eficiência de forrageamento dos peixes. Isso significa que no *habitat* natural, em biomassas razoáveis e semelhantes às da espécie nativa (fato raro para espécies invasoras), a planta invasora pode substituir a nativa sem causar grandes danos às espécies de peixes que vivem associadas. No período de cheia, com o aumento do nível da água, plantas que colonizam *habitat* úmidos podem se tornar temporariamente submersas formando um novo *habitat* para peixes de pequeno porte. Investigou-se também, a macrófita anfíbia *Polygonum punctatum* como *habitat* temporário de forrageamento para espécies de peixes de pequeno porte durante o período de cheia. As informações obtidas indicaram que a espécie de planta anfíbia *P. punctatum* fornece recursos comparáveis aos fornecido pela não anfíbia *E. azurea*, agregando *habitat* disponível para a comunidade aquática durante o período de cheia. Extrapolou-se a relação entre espécies de plantas invasoras e a comunidade nativa de invertebrados e peixes que vivem associados, além da importância do período de cheia para aumento de *habitat* disponíveis para exploração por essas comunidades.

**Palavras-chave:** *Urochloa arrecta*. *Hydrilla verticillata*. *Polygonum punctatum*. Introdução. Cheia. Reservatório. Planície de inundação.

## Effects of invasive and amphibian aquatic plants on the foraging efficiency and diet of small sized fish

### ABSTRACT

The effects of invasive macrophytes on native aquatic communities have been an important focus in studies of ecological relationships. In this study the potential effects of invasive macrophytes on the availability of invertebrates and diet composition of associated fish were evaluated in natural *habitats* and experimentally. First, the effects of the invasive macrophyte *Urochloa arrecta* on the availability of invertebrates, diet composition and foraging efficiency of four small sized fish species associated were evaluated. The main results indicated that *U. arrecta* is not a feeding *habitat* as favorable to fish as the native *Eichhornia azurea*, used as control, since the abundance of invertebrates was significantly higher in the native than in the invasive and the diet composition of the four fish species also varied among macrophytes. The composition, abundance, richness and diversity of invertebrates offered by the invasive macrophyte *Hydrilla verticillata* and the potential effects on diet composition, trophic niche breadth and foraging efficiency of associated fish were experimentally investigated. The native macrophyte *Egeria najas* was used as control, since both are submerged and have very similar architecture and physical complexity. No evidence has been found that *Hydrilla verticillata* affects the density of associated invertebrates, and as consequence, diet and foraging efficiency of fish. This means that in the natural *habitat* and in reasonable biomasses similar to native species (rare fact for invasive species), the invasive plant can replace the native one without causing great damages to associated fish species. In the flood period, with rising water levels, plants that colonize wet *habitats* may become temporarily submerged forming a new *habitat* for small sized fish. Therefore, the amphibian macrophyte *Polygonum punctatum* was investigated as a temporary foraging *habitat* for small sized fish species during the flood period. The information obtained indicated that the amphibian *P. punctatum* provides resources comparable to those provided by the non-amphibian *E. azurea*, adding available *habitat* to the aquatic community during the flood period. In conclusion, it was possible to explore the relationship between invasive plants species and native community of invertebrates and associated fish, as well as the importance of the flood period to increase available *habitats* for exploitation by these communities.

**Keywords:** *Urochloa arrecta*. *Hydrilla verticillata*. *Polygonum punctatum*. Introduction. Wetperiod. Reservoir. Floodplain

Tese elaborada e formatada conforme as normas das publicações científicas:

*Biological Invasions*. Disponível em:

<<https://link.springer.com/journal/10530>>;

*Ecology of Freshwater Fish*. Disponível em:<[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)16000633/homepage/ForAuthors.html](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)16000633/homepage/ForAuthors.html)>;

*Limnologica*. Disponível em:

<<https://www.journals.elsevier.com/limnologica/>>

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO GERAL .....</b>	<b>8</b>
	<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>10</b>
<b>2</b>	<b>EFEITOS DE ESPÉCIE DE POACEAE NÃO NATIVA INVASORA SOBRE ALIMENTAÇÃO DE PEIXES ASSOCIADOS EM RESERVATÓRIO NEOTROPICAL.....</b>	<b>12</b>
2.1	INTRODUÇÃO .....	14
2.2	MATERIAL E MÉTODOS .....	17
2.2.1	Área de estudo e amostragem.....	17
2.2.2	Análise dos dados.....	20
2.3	RESULTADOS .....	23
2.3.1	Abundância de invertebrados associados às macrófitas.....	23
2.3.2	Composição da dieta dos peixes .....	25
2.3.3	Similaridade entre a disponibilidade e o consumo de invertebrados.....	28
2.3.4	Eficiência de forrageamento dos peixes.....	29
2.4	DISCUSSÃO.....	30
	<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>35</b>
<b>3</b>	<b>AVALIAÇÃO EXPERIMENTAL DE UMA MACRÓFITA INVASORA PARECIDA COM A NATIVA AFETANDO A EFICIÊNCIA DE FORRAGEAMENTO E A COMPOSIÇÃO DA DIETA DE PEIXES ASSOCIADOS.....</b>	<b>39</b>
3.1	INTRODUÇÃO .....	41
3.2	MÉTODOS .....	43
3.2.1	Procedimento experimental .....	44
3.2.2	Análise dos dados.....	45
3.3	RESULTADOS .....	47
3.4	DISCUSSÃO.....	51
	<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>56</b>
<b>4</b>	<b>MACRÓFITA ANFÍBIA COMO <i>HABITAT</i> TEMPORÁRIO E LOCAL DE ALIMENTAÇÃO PARA PEIXES ASSOCIADOS .....</b>	<b>61</b>
4.1	INTRODUÇÃO .....	63
4.2	METODOLOGIA.....	65
4.3	RESULTADOS .....	67
4.4	DISCUSSÃO.....	73
	<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>77</b>
<b>5</b>	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>81</b>

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

As macrófitas são componentes importantes de ecossistemas de água doce porque aumentam a estrutura física do *habitat* e a complexidade biológica, bem como a biodiversidade nas zonas litorâneas (Agostinho et al. 2007; Pelicice et al. 2008). As diversas formas de crescimento das estruturas dessas plantas (i.e., caules, raízes e folhas) oferecem *habitat* diversificados e garantem aumento na heterogeneidade e na complexidade espacial (Dibble & Thomaz 2006; Thomaz et al. 2008). Variações nos atributos da comunidade de plantas aquáticas podem representar filtros ambientais, favorecendo ou restringindo a ocorrência de espécies de peixes que vivem associadas a elas (Keddy 1992). Uma ligação primária entre plantas e peixes são os macroinvertebrados, muitos dos quais estão associados a plantas e são uma das principais fontes de alimento para numerosas espécies de pequeno porte (Schultz & Dibble 2012).

Devido ao comércio global, o número de novas espécies de macrófitas introduzidas aumentou exponencialmente, uma tendência que é especialmente evidente nos ecossistemas aquáticos (Stiers & Trist 2017). Muitas plantas aquáticas podem sobreviver e colonizar *habitat* fora da sua área geográfica nativa (Cook 1985), causando impacto na biodiversidade aquática (Stiers & Trist 2017). As macrófitas invasoras, definidas como não-nativas que causam impactos ambientais ou econômicos negativos (Strayer 2010), podem representar ameaça para os ecossistemas lênticos rasos devido ao seu crescimento excessivo e elevadas taxas de colonização (Hussner et al. 2017). Os resultados da introdução de espécies exóticas podem variar do simples estabelecimento à completa dominância da comunidade, levando à redução ou mesmo à exclusão de populações de espécies nativas (Mack et al. 2000; Agostinho et al. 2006; Pelicice & Agostinho 2009; Orsi & Britton 2014), e por isso a introdução de espécies é considerada uma das maiores ameaças à biodiversidade (Vitousek et al. 1997; Simberloff 2003; Przemyslaw et al. 2016; Gallardo et al. 2016). As pesquisas a respeito de espécies introduzidas podem fornecer informações importantes sobre as relações ecológicas, por exemplo, como as comunidades locais se ajustam à sua presença, e os efeitos negativos que podem causar na cadeia trófica.

Foram investigados os efeitos da macrófita invasora *Urochloa arrecta* (Hack. ex T. Durand & Schinz) Morrone & Zuloaga, sobre a disponibilidade de invertebrados, a composição da dieta e a eficiência de forrageamento de quatro espécies de peixes de pequeno porte associadas a esta macrófita. Para medir os seus efeitos potenciais, a macrófita nativa *Eichhornia azurea* (Sw. Kunth), que tem forma de vida semelhante à da invasora, foi utilizada

como controle. Se encontrada a menor abundância de invertebrados associados à macrófita invasora, mostraria que a ela afeta negativamente a disponibilidade de alimento para os peixes, resultando em dietas diferentes entre a macrófita invasora e a nativa. Além disso, se os valores de grau de repleção dos estômagos e o número total de presas consumidas fossem menores para os peixes associados à invasora mostraria que a ela afeta negativamente a eficiência de forrageamento dos peixes.

Avaliou-se experimentalmente a composição, a abundância, a riqueza e a diversidade de invertebrados oferecidos pela macrófita invasora *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle e da dieta de peixes associados a ela, além dos efeitos potenciais sobre a eficiência de forrageamento desses peixes. Para verificar isto foi utilizada para o experimento *Moenkhausia forestii* Benine, Mariguela & Oliveira 2009 (Characiformes: Characidae), tendo como controle a nativa *Egeria najas* Planchon, já que ambas são submersas e possuem arquitetura e complexidade física muito semelhantes. Isso permitiu discussão de idéias a respeito de possíveis diferenças na disponibilidade de alimento e na dieta dos peixes, além da eficiência de forrageamento nos bancos de ambas. A inovação deste estudo reside principalmente no fato de que uma espécie nativa com tipo biológico semelhante à invasora ser utilizada como controle no experimento, uma metodologia raramente empregada em estudos que avaliam impactos de espécies invasoras.

Outra abordagem trata de espécies de plantas anfíbias atuando como *habitat* temporário de forrageamento para espécies de peixes de pequeno porte durante o período de cheia. Com o aumento do nível da água, *Polygonum punctatum* Elliot pode se tornar temporariamente submersa formando um novo *habitat* para peixes de pequeno porte. A abordagem deste trabalho consiste em verificar se os peixes exploram esses novos *habitats* disponíveis nesse período, comparando atributos da comunidade de peixes e a composição e variabilidade da dieta entre os peixes associados à *P. punctatum* (*habitat* temporário) e os associados à *E. azurea* (*habitat* permanente utilizado como controle). As respostas dessas questões foram consideradas positivas se a riqueza de espécies, a diversidade, a abundância e a composição da dieta dos peixes fossem similares entre o *habitat* temporário e permanente. Os resultados encontrados permitiram a discussão a respeito da importância da cheia associada ao fornecimento de novos e temporários *habitat*, que podem ser utilizados como refúgio e local de alimentação para pequenos peixes.

## REFERÊNCIAS

- Agostinho AA, Pelicice FM, Júlio-Jr HF (2006) Introdução de espécies de peixes: unidades de conservação. In: Campos, JB, Tossulino MCP, Müller CRC (eds) Unidades de conservação: ações para valorização da biodiversidade. Instituto Ambiental do Paraná, Curitiba, pp 95-117
- Agostinho AA, Thomaz SM, Gomes LC, Baltar SLMA (2007) Influence of the macrophyte *Eichhornia azurea* on fish assemblage of the upper Paraná river floodplain (Brazil). *Aquat Ecol* 41: 611–619
- Cook CDK (1985) Range extension of aquatic vascular plant species. *J Aquat Plant Manag* 23: 1–6
- Dibble ED, Thomaz SM (2006) A simple method to estimate spatial complexity in aquatic plants. *Brazil Arc Biol Technol* 49: 421–428
- Gallardo B, Clavero M, Sanchez MI, Vila M (2016) Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Glob Chan Biol* 22: 151–163
- Hussner A, Stiers I, Verhofstad MJJM, Bakker ES, Grutters BMC, Haury J (2017) Management and control methods of invasive alien freshwater aquatic plants: a review. *Aquat Bot* 136, 112–137
- Keddy PA (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *J Veg Sci* 3: 157–164
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WL, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol Appl* 10: 689–710
- Orsi ML, Britton JR (2014) Long-term changes in the fish assemblage of a neotropical hydroelectric reservoir *J Fish Biol* 84: 1964–1970
- Pelicice FM, Agostinho AA (2009) Fish fauna destruction after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) in a Neotropical reservoir. *Biol Inv* 11: 1789–1801
- Pelicice FM, Thomaz SM, Agostinho AA (2008) Simple relationships to predict attributes of fish assemblages in patches of submerged macrophytes. *Neotrop Ichthyol* 6: 543–550
- Przemyslaw GB, Beck MW, Cross TK, Koch JD, Bartodziej WM, Sorensen PW (2016) Biological invasion by a benthivorous fish reduced the cover and species richness of aquatic plants in most lakes of a large North American ecoregion. *Glob Chan Biol* 22: 3937–3947
- Schultz R, Dibble E (2012) Effects of invasive macrophytes on freshwater fish and macroinvertebrate communities: the role of invasive plant traits. *Hydrobiologia* 684:1–14
- Simberloff D (2003) How much information on population biology is needed to manage introduced species? *Conserv Biol* 17: 83-92
- Stiers I, Triest L (2017) Impact of non-native invasive plant species cover on phytoplankton and zooplankton communities in temperate ponds. *Aquat Inv* 12: 385–395
- Strayer DL (2010) Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshw Biol* 55: 152–174

- Thomaz SM, Dibble E, Evangelista L, Higuti J, Bini LM (2008) Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshw Biol* 53: 358–367
- Vitousek PM, Antonio CM, Loop LD, Rejmanek M, Westbrooks R (1997) Introduced species: a significant component of human-caused global change. *J Ecol* 21: 1-16

## 2 EFEITOS DE ESPÉCIE DE POACEAE NÃO NATIVA INVASORA SOBRE ALIMENTAÇÃO DE PEIXES ASSOCIADOS EM RESERVATÓRIO NEOTROPICAL

### RESUMO

O desenvolvimento massivo de plantas aquáticas invasoras é uma grave ameaça em termos ecológicos e econômicos em muitos países. Considerando que quando a invasora *Urochloa arrecta* atinge elevadas biomassas ela pode alterar as comunidades de plantas e peixes nativos, o objetivo deste trabalho foi avaliar os efeitos desta, sobre a disponibilidade de invertebrados, a composição da dieta e a eficiência de forrageamento de quatro espécies de peixes de pequeno porte que vivem a ela associadas. As amostragens foram realizadas no reservatório de Rosana, localizado no rio Paranapanema (22°33'S, 52°54'W). Invertebrados e peixes foram coletados simultaneamente em bancos dominados pela invasora *U. arrecta* e a nativa *Eicchornia azurea*, usada como controle. A eficiência de forrageamento dos peixes foi avaliada pelo número total de presas consumidas e do grau de repleção estomacal. A abundância de invertebrados que colonizaram as macrófitas foi significativamente maior na nativa *E. azurea*. A composição da dieta dos peixes também variou entre as macrófitas. Pode-se sugerir que *U. arrecta* não é um *habitat* de alimentação tão favorável para os peixes quanto a nativa *E. azurea*. Porém, os resultados mostraram que a eficiência de forrageamento dos peixes não foi afetada pela invasora *U. arrecta*. Ressalta-se que as plantas foram analisadas em níveis intermediários de biomassa, e que o aumento excessivo da biomassa de *U. arrecta*, característico dessa invasora, pode diminuir a eficiência de forrageamento dos peixes reduzindo a eficiência de captura das presas.

**Palavras-chave:** *Urochloa arrecta*. Macrófita aquática invasora. Disponibilidade de presa. Dieta. Eficiência de forrageamento.

## EFFECTS OF AN INVASIVE NON-NATIVE POACEAE ON FEEDING ASSOCIATED FISHES IN A NEOTROPICAL RESERVOIR

### ABSTRACT

The massive development of invasive aquatic plants is a serious ecological and economic threat in many countries. Considering that when the invasive *Urochloa arrecta* reaches high biomasses it can deeply alter the native community of fish and plants, the aim of this study was to evaluate the effects this macrophyte on the availability of invertebrates, diet composition and foraging efficiency of small fish associated. The samples were taken at the Rosana Reservoir, located on the Paranapanema River (22°33'S, 52°54'W). Invertebrates and fish were collected simultaneously in patches dominated by the invasive *U. arrecta* and the native *Eicchornia azurea*, used as control. The foraging efficiency of the fish was evaluated by the total number of consumed prey and by the degree of stomach repletion. The abundance of invertebrates that colonized the macrophytes differed significantly between the native *E. azurea* and the invasive *U. arrecta*, being higher in the native, and as well, diet composition of the four fish species also varied among macrophytes. It may be suggested that *U. arrecta* is not a favorable feeding *habitat* for the fish, compared to native *E. azurea*. On the other hand, our results showed that fish foraging efficiency was not affected by the invasive *U. arrecta*. It should be noted that the plants were analyzed at intermediate biomass levels, and that the excessive increase of the *U. arrecta* biomass, characteristic of this invasive plant, can decrease the foraging efficiency of the fish by reducing the capture efficiency of prey.

**Keywords:** *Urochloa arrecta*. Invasive aquatic macrophyte. Prey availability. Diet. Foraging efficiency.

## 2.1 INTRODUÇÃO

Espécies invasoras têm causado mudanças regionais e por essa razão pesquisadores têm feito esforços consideráveis para tentar prever quais espécies se tornarão invasoras ou quais ambientes são mais suscetíveis às invasões (Fleming & Dibble 2015). Essas espécies podem ser definidas como aquelas exóticas com alta capacidade de crescimento, proliferação, dispersão, capazes de modificar a composição, a estrutura ou a função do ecossistema (Cronk & Fuller 1995). Uma das definições mais utilizadas em estudos ecológicos, descreve espécies invasoras como as que colonizam e se expandem em territórios novos onde nunca ocorreram antes, podendo isto ocorrer tanto em termos de área geográfica e/ou aumento de frequência e densidade (Kolada & Kutyla 2016). Os resultados da introdução de espécies exóticas podem variar do simples estabelecimento à completa dominância da comunidade, levando à redução ou mesmo exclusão de populações de espécies nativas (Mack et al. 2000; Agostinho et al. 2006; Pelicice & Agostinho 2009; Orsi & Britton 2014), e por isso a introdução de espécies é considerada uma das maiores ameaças à biodiversidade (Vitousek et al. 1997; Simberloff 2003; Przemyslaw et al. 2016; Gallardo et al. 2016).

Macrófitas aquáticas são reconhecidamente elementos chave para a manutenção da biodiversidade de ecossistemas aquáticos, incluindo rios, planícies de inundação e reservatórios, onde fornecem substrato e áreas de refúgio, alimentação e reprodução para muitos organismos, como algas, invertebrados e peixes (Savino Stein 1989; Agostinho et al. 2007; Thomaz et al. 2008; Higuiri & Martens 2016; Prado et al. 2016; Algarte et al. 2017). Porém, plantas aquáticas invasoras podem afetar a composição, a estrutura e a abundância da comunidade de macrófitas nativas (Carniatto et al. 2013; Amorim et al. 2015). São reconhecidas como uma das principais causas da perda de biodiversidade, e seu desenvolvimento em massa é considerado uma ameaça em termos ecológicos e econômicos (Kolada & Kutyla 2016). De acordo com Fleming e Dibble (2015), estudos com espécies invasoras têm ajudado a entender os impactos e a preservar a biodiversidade. Em virtude da homogeneização dos *habitats* aquáticos decorrente da invasão por macrófitas (Carniatto et al. 2013; Amorim et al. 2015), é possível inferir que a diversidade de vários organismos, como algas, invertebrados e peixes que vivem associados à macrófitas, é afetada devido ao decréscimo da heterogeneidade de *habitat* utilizados como substrato, locais de refúgio e alimentação. Assim, a homogeneização pode hipoteticamente afetar as bases da cadeia alimentar, uma vez que influencia a qualidade dos recursos alimentares (Thomaz & Cunha 2010).

Peixes que vivem associados à macrófitas têm baixa atividade de natação e elevada capacidade de explorar os interstícios entre as raízes, e o sucesso do forrageamento depende da disponibilidade da presa e da interação predador-presa, limitada pelo ambiente físico (Priyadarshana et al. 2001). Neste cenário, macrófitas invasoras podem afetar negativamente a eficiência de forrageamento dos peixes que vivem a elas associados. Por exemplo, o aumento excessivo de biomassa, característica comum de plantas invasoras (Dibble et al. 2006; Hussner et al. 2017), pode acarretar um decréscimo na eficiência de forrageamento dentro dos bancos de macrófitas (Samons & Maceina 2006; Thell et al. 2008). A baixa eficiência de forrageamento é consequência da diminuição da movimentação dos peixes e da dificuldade de encontrar suas presas em ambientes com elevada complexidade espacial (Padial et al. 2009; Schultz & Dibble 2012). Além disso, o fato das plantas invasoras formarem bancos monoespecíficos (Dibble et al. 2006), diminui a heterogeneidade do *habitat*, que por sua vez pode alterar quali e quantitativamente os recursos alimentares para os peixes (Thell et al. 2008). Alguns estudos têm mostrado impactos negativos de macrófitas invasoras sobre a abundância de invertebrados (Colon-Gaud et al. 2004; Stiers et al. 2011; Lawrence et al. 2016), o que pode também afetar negativamente a dieta dos peixes. Além disso, a dominância de invertebrados com menor qualidade nutricional também foi registrada em plantas invasoras comparadas às nativas, sugerindo que a invasora não é um local de forrageamento favorável para os peixes (Kuehne et al. 2016). Assim, parece haver um efeito contraditório da complexidade da planta, pelo menos para os peixes; por um lado, os *habitat* mais complexos proporcionam alimento para invertebrados que se alimentam do epífiton, e tanto este como os invertebrados atraem mais peixes; contudo, *habitat* extremamente complexos representam uma barreira para o forrageamento dos peixes (Thomaz & Cunha 2010). Consequentemente, níveis intermediários de cobertura vegetal podem maximizar a densidade de peixes e, ao mesmo tempo, são ideais para o crescimento e a sobrevivência destes organismos (Dibble et al. 1996; Agostinho et al. 2007).

A família Poaceae apresenta uma grande quantidade de espécies que se tornaram invasoras no Brasil, especialmente os capins de origem africana trazidos para a formação de pastagens, tais como *Hyparrhenia rufa* (Nees) (capim-jaraguá) e *Urochloa spp.* (braquiárias) (Silva Matos & Pivello 2009). *Urochloa arrecta* (Hack. ex T. Durand & Schinz) Morrone & Zuloaga, é uma gramínea aquática originária da África, invasora, que tem colonizado muitos corpos d'água em ambientes neotropicais, afetando a biodiversidade e o funcionamento desses ambientes (Reinert et al. 2007; Michelan et al. 2010b, b; Pott et al. 2011; Amorim et al. 2015; Teixeira et al. 2017). As altas taxas de crescimento típicas de Poaceae e o elevado

potencial de regeneração de *U. arrecta* (Michelan et al. 2010a), dá a esta habilidade de competição excepcional, permitindo que domine zonas litorâneas. No reservatório de Rosana (rio Paranapanema) esta gramínea ocupa extensas áreas na região litorânea e acumula elevadas biomassas acima e abaixo da superfície da água (Carniatto et al. 2013). Ela desloca macrófitas nativas devido a competição por espaço, o que evita a colonização por espécies livre-flutuantes e emergentes, e ao sombreamento, que impede o crescimento de espécies submersas (Michelan et al. 2010b). Um estudo realizado neste reservatório mostrou que em bancos com biomassas extremamente elevadas, a invasora *U. arrecta* eliminou espécies nativas de macrófitas, diminuindo a heterogeneidade ambiental (Carniatto et al. 2013).

Considerando os impactos de *U. arrecta* sobre comunidades aquáticas (Michelan et al. 2010b; Carniatto et al. 2013), o objetivo deste trabalho foi avaliar os efeitos desta planta invasora sobre a disponibilidade de alimento, a eficiência de forrageamento e a composição da dieta de peixes de pequeno porte. Para medir os efeitos potenciais da macrófita invasora *U. arrecta*, a macrófita nativa *Eichhornia azurea* (Sw. Kunth), que tem forma de vida semelhante à da invasora, foi utilizada como controle. Quatro hipóteses foram testadas: (i) a macrófita invasora afeta negativamente a disponibilidade de invertebrados para os peixes, assim, espera-se uma variação na composição dos invertebrados, e menor abundância de invertebrados na macrófita invasora; (ii) em consequência da primeira hipótese, espera-se que a dieta dos peixes seja diferente entre a macrófita invasora e a nativa. Essas duas hipóteses são baseadas no fato de que a invasora *U. arrecta* pode eliminar macrófitas nativas onde ela é dominante (Amorim et al. 2015; Carniatto et al. 2013), diminuindo a heterogeneidade física e biológica do ambiente (Thomaz & Cunha 2010) e, conseqüentemente, afetar a composição da dieta dos peixes. De acordo com a hipótese (iii), a similaridade entre os invertebrados consumidos pelos peixes e os disponíveis nas plantas será maior para os peixes associados à macrófita nativa *E. azurea*. Esta hipótese baseia-se no fato de que a co-ocorrência é o primeiro requisito para a coevolução (Connell 1980), e que as espécies de peixes estão se relacionando há muito mais tempo com a espécie de planta nativa e seus invertebrados associados. A hipótese (iv) é que a macrófita invasora afeta negativamente a eficiência de forrageamento dos peixes, assim, espera-se que os valores de grau de repleção dos estômagos e o número total de presas consumidas sejam menores para os peixes associados à invasora. Esta hipótese é baseada na premissa de que a invasora *U. arrecta* forma bancos monoespecíficos densos (Michelan et al. 2010b), e que nestas condições menor quantidade de presas é consumida (Warfe & Barmuta 2004).

## 2.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.2.1 Área de estudo e amostragem

Este estudo foi realizado no reservatório de Rosana (22°33'S, 52°54'W) localizado no trecho inferior do rio Paranapanema, afluente do rio Paraná, Brasil. Construído em 1986, inundou uma área de 276 Km<sup>2</sup>, sendo o último reservatório da cascata de reservatórios do rio Paranapanema (Pelicice & Agostinho 2009). Apresenta tempo de residência de 18,6 dias, profundidade máxima de 25 m (CESP 1998) e possui extensas áreas rasas (3 m) ao longo de seu canal principal e em seus braços. É um reservatório do tipo “fio d’água” com reduzidas oscilações dos níveis de água (variações anuais entre 0,4 e 0,6 m; <http://sar.ana.gov.br/>). A presença de áreas rasas e a manutenção dos níveis de água relativamente constantes favorecem a ocorrência de *habitat* adequados para a colonização de macrófitas.

As amostragens foram realizadas em bancos de macrófitas dominados pela nativa *E. azurea*, uma das espécies mais frequentes e abundantes em ecossistemas aquáticos neotropicais (Michelan et al. 2010a), e em bancos dominados pela invasora *U. arrecta*. As duas espécies colonizam áreas rasas da região litorânea do reservatório de Rosana e formam bancos extensos, que chegam a 50m de comprimento para *E. azurea* e a 200m para *U. arrecta* (Carniatto et al. 2013). Estas macrófitas têm forma de vida similar, pois ambas são enraizadas com longos caules flutuantes e folhas emergentes, porém, a invasora acumula maior quantidade de biomassa subaquática do que a nativa em estágios avançados de colonização (Carniatto et al. 2013) (Fig. 1). Para medir os efeitos potenciais da espécie invasora sobre a disponibilidade de alimento e a composição da dieta de peixes de pequeno porte, os bancos da espécie nativa *E. azurea* foram considerados controle.

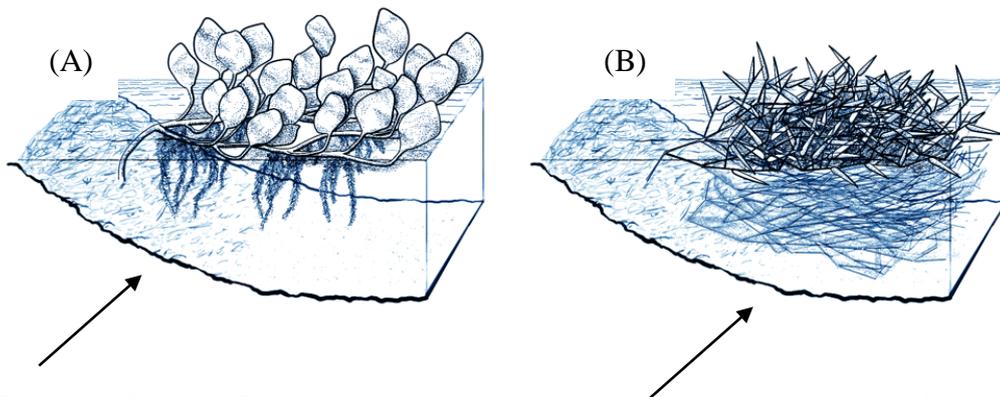


Fig. 1. Desenhos da macrófita nativa *Eichhornia azurea* (A) e da invasora *Urochloa arrecta* (B), mostrando a similaridade na forma de vida, e o maior acúmulo de biomassa submersa da espécie invasora (seta). (Desenho de Eduardo Ribeiro da Cunha).

Foram amostrados peixes e invertebrados associados a bancos de ambas as macrófitas, com cobertura vegetal semelhante, em 24 e 25 de setembro e 14 e 15 de outubro de 2014. Os peixes foram amostrados com armadilhas quadradas de acrílico transparente (tipo *minnowtrap*- ver detalhes em Dibble & Pelicice 2010) colocadas dentro dos bancos de macrófitas (dez bancos de *E. azurea* e 10 de *U. arrecta*, totalizando 20 unidades amostrais). As amostragens foram feitas sempre em pares de bancos com no mínimo 15m de comprimento, separados por uma distância menor que 20m, sendo um banco dominado por *U. arrecta* e outro por *E. azurea* (Carniatto et al. 2013). As armadilhas foram colocadas simultaneamente às 11h00 e permaneceram nos bancos por 24 horas, sendo revistadas às 18h00 e às 11h00, quando as armadilhas foram retiradas.

Todos os peixes capturados foram anestesiados com benzocaína, fixados em formol 4% e posteriormente identificados, contados, medidos (comprimento padrão - CP) e seus estômagos retirados. Das espécies de peixes capturadas, as mais abundantes e que ocorreram nas duas macrófitas foram *Hyphessobrycon eques* (Steindachner 1882), *Pyrrhulina australis* Eigenmann & Kennedy 1903, *Hemigrammus marginatus* Ellis, 1911 e *Serrapinnus notomelas* (Eigenmann 1915) (Tabela 1). Juntas, estas quatro espécies representaram 96% dos peixes capturados nos bancos de *E. azurea* e 80% em *U. arrecta* (Tabela 1), e foram selecionadas para avaliação da dieta. Os peixes foram eviscerados e todos os estômagos avaliados visualmente quanto ao grau de repleção (Gr) utilizando-se a seguinte escala numérica: Gr0= estômago completamente vazio; Gr1= até 25% de enchimento; Gr2= entre 25 e 75% de enchimento; e Gr3= enchimento > 75%. Os estômagos com alimento foram analisados sob microscópio estereoscópico e os itens alimentares identificados e contados. A dieta de *S. notomelas* foi composta por algas e invertebrados, porém, foi avaliada apenas a participação

dos invertebrados, já que não foi possível contar as algas dos conteúdos estomacais nem quantificar sua disponibilidade.

Para estimar a abundância de invertebrados associados à macrófita nativa e à invasora, foram coletadas amostras em cinco bancos de cada macrófita (totalizando 10 unidades amostrais) onde os peixes foram amostrados. Cada amostra consistiu de um fragmento de aproximadamente 15 cm do caule e raiz das plantas, que foram fixados em campo, em álcool 70%. Os invertebrados associados aos fragmentos das plantas foram removidos, analisados com o auxílio de microscópio estereoscópico, identificados ao menor grupo taxonômico possível, e contados. Após a retirada dos invertebrados os fragmentos foram lavados e secos até peso constante (PS) em estufa a 60 °C. A abundância dos invertebrados foi expressa como número de indivíduos/grama de peso das plantas (gPS).

Dados de temperatura da água, oxigênio dissolvido, pH e biomassa das plantas foram tomados para descrever as condições em cada banco de macrófita amostrado. Para a obtenção da biomassa das plantas, foi usado um quadrado de 0,5 m x 0,5 m, e todo material vegetal contido até uma profundidade de 0,3 m foi removido. As plantas foram separadas em estruturas por espécie, lavadas e secas até peso constante (PS) em estufa a 60 °C.

Tabela 1. Abundância total de peixes amostrados nos bancos de macrófitas dominados pela nativa *Eichhornia azurea* e invasora *Urochloa arrecta*, no reservatório de Rosana. N = número de indivíduos; CP= variação de comprimento padrão (mm).

Espécies	<i>Eichhornia azurea</i>		<i>Urochloa arrecta</i>	
	N	CP	N	CP
<b>CHARACIFORMES</b>				
ACESTRORHYNCHIDAE				
<i>Acestrorhynchus lacustris</i> (Lütken, 1875)	6	36,5-47,6		
CHARACIDAE				
<i>Astyanax lacustris</i> Garutti & Britski, 2000	1	18,2	2	21,4-60,1
<i>Astyanax aff. fasciatus</i> (Cuvier, 1829)			2	20,4-21,6
<i>Aphyocharax dentatus</i> Eigenmann & Kennedy, 1903	1	18,5	24	25,7-41,4
<i>Hyphessobrycon bifasciatus</i> Ellis, 1911			1	21,7-37,5
<i>Hyphessobrycon eques</i> (Steindachner, 1882)	168	16,6-28,2	51	15,4-30,5
<i>Hemigrammus marginatus</i> Ellis, 1911	205	13,6-34,8	66	10,4-33,1
<i>Moenkhausia cf. oligolepis</i> (Günther, 1864)	2	20,9-40,6	14	43,9-54,5
<i>Psellogrammus kennedy</i> (Eigenmann, 1903)			1	52,7
<i>Serrapinnus notomelas</i> (Eigenmann, 1915)	72	17,5-31,1	72	20,6-31,0
LEBIASINIDAE				
<i>Pyrrhulina australis</i> Eigenmann & Kennedy, 1903	17	16,8-37,7	20	16,4-37,7
SERRASALMIDAE				
<i>Metynnis lippincottianus</i> (Cope, 1870)	1	42,4	3	48,0-48,6
<b>CYPRINODONTIFORMES</b>				
POECILIIDAE				
<i>Poecilia reticulata</i> Peters, 1859	1	20,1		
RIVULIDAE				
<i>Melanorivulus apiamici</i> (Costa, 1989)	1	19,8	1	27,4
<b>PERCIFORMES</b>				
CICHLIDAE				
<i>Aequidens tetramerus</i> (Heckel, 1840)			1	46,6
<i>Apistogramma commbrae</i> (Regan, 1906)	2	21,2-38,6	7	33,6-44,4
<i>Laetacara sp.</i>	2	35,4-41,6	7	30,2-44,5
Total	479		265	

### 2.2.2 Análise dos dados

Diferenças nos valores de oxigênio, temperatura da água, pH, biomassa das plantas e no número total de invertebrados associados à macrófita invasora e nativa foram testadas por meio de teste não-paramétrico de diferença entre médias (Mann-Whitney), já que os pressupostos não foram atingidos.

Considerando que o grau de repleção dos estômagos dos peixes pode variar e ocasionar amplas variações nas estimativas de composição da dieta, uma abordagem analítica inovadora foi elaborada por E. R. Cunha e utilizada neste trabalho para comparar diferenças na composição e abundância de invertebrados associados às macrófitas (disponibilidade) (hipótese *i*), na composição da dieta dos peixes (hipótese *ii*) e na similaridade entre os invertebrados consumidos pelos peixes e os disponíveis nas plantas (hipótese *iii*) entre invasora *U. arrecta* e nativa *E. azurea*. Este procedimento foi baseado em técnicas de rarefação, as quais são amplamente utilizadas na ecologia para evitar vieses na comparação da riqueza de espécies entre áreas que diferem em termos de esforço amostral (ver Gotelli & Colwell 2001). A técnica de rarefação consiste em estimar a riqueza de espécies esperada para um determinado esforço que seja similar entre grupos a serem comparados. As estimativas são realizadas por procedimentos de reamostragens/aleatorizações (e.g., *bootstrap*). Tais procedimentos geram medidas de variação das estimativas, garantindo a possibilidade de comparações estatísticas entre os grupos.

Para testar se a composição e a abundância dos táxons de invertebrados disponíveis diferem significativamente entre a nativa (*E. azurea*) e a invasora (*U. arrecta*), os invertebrados disponíveis em cada espécie foram agrupados e procedimentos de reamostragem foram realizados nos respectivos grupos (*E. azurea* e *U. arrecta*). O esforço (número de invertebrados) em cada reamostragem foi igual ao número de invertebrados do grupo com menos invertebrados, e o total de reamostragens realizadas por grupo foi de 9999. Como as reamostragens dos invertebrados disponíveis consistiram em grande número de invertebrados e apresentaram pouca variação entre as amostras reobtidas, as médias obtidas por grupo foram consideradas como amostras ajustadas das disponibilidades dos invertebrados. As amostras resultantes do procedimento de reamostragem das duas plantas foram combinadas e submetidas a Análise de Correspondência (CA) para sumarização da variação na composição e na abundância dos táxons de invertebrados disponíveis. Os dois primeiros eixos foram mantidos para interpretação em razão de resumirem a maior fração de variação no espaço multidimensional. Comparações estatísticas da composição de invertebrados disponíveis entre *E. azurea* e *U. arrecta* foram baseadas na análise da diferença entre as distribuições dos escores gerados. Isso foi obtido por amostragens de pares de escores considerando ambas as plantas e subsequente cálculo da diferença entre os escores de cada par. O procedimento foi repetido 9999 vezes para gerar a distribuição da diferença. Diferenças foram consideradas significativas quando os valores de diferença dos escores foram

consistentemente positivos ou negativos em 95% dos casos ( $\alpha = 0,05$ ) (metodologia proposta por Cunha, E. R., em preparação).

Para testar se a composição da dieta das espécies difere significativamente entre a nativa (*E. azurea*) e a invasora (*U. arrecta*) (hipótese *ii*), foi utilizada a mesma análise empregada para avaliar a disponibilidade de invertebrados descrita acima.

Para verificar a similaridade entre os invertebrados consumidos pelos peixes e os disponíveis nas plantas, foram utilizados os dados de reamostragem, cuja análise foi descrita acima. A semelhança entre a dieta das espécies com os itens disponíveis foi obtida pelo cálculo da similaridade entre cada uma das amostras de invertebrados consumidos com as amostras ajustadas de disponibilidade dos invertebrados. O índice de similaridade utilizado foi o de Bray-Curtis, cujos valores variam de 0 a 1. Comparações estatísticas para testar se a similaridade entre os invertebrados consumidos pelos peixes e os disponíveis nas plantas difere entre *E. azurea* e *U. arrecta* (hipótese *iii*) foram baseadas na análise da diferença entre as distribuições dos valores de similaridade. Isso foi obtido pela amostragem de pares de valores de similaridade e subsequente cálculo da diferença entre os escores de cada par. O procedimento foi repetido 9999 vezes para gerar a distribuição da diferença. Diferença na similaridade foi considerada significativa quando os valores de diferença dos escores foram consistentemente positivos ou negativos em 95% dos casos ( $\alpha = 0,05$ ) (metodologia proposta por Cunha, E. R., em preparação). Foi utilizada a mesma resolução taxonômica para os invertebrados disponíveis e os consumidos.

Com o objetivo de verificar se a eficiência de forrageamento dos peixes é menor na macrófita invasora (hipótese *iv*) foram avaliados o grau de repleção dos estômagos e o número total de presas consumidas. Foram utilizados Modelos Lineares Generalizados (GLM), nos quais as categorias numéricas que categorizam o grau de repleção foram modeladas em função da identidade das plantas (i.e., *E. azurea* e *U. arrecta*). Nesse caso, a identidade das plantas foi considerada como uma variável binária indicadora. O erro associado à variável resposta foi modelado utilizando a distribuição de Poisson em razão do aspecto ordinal e discreto da variável “grau de repleção do estômago”. Funções de ligação logarítmicas foram utilizadas para contornar problemas com heterocedasticidade (metodologia proposta por Cunha, E. R., em preparação). Para testar se o número total de presas consumidas pelas espécies de peixe varia significativamente quando associadas à planta invasora e a nativa, foi feito o teste não-paramétrico de diferença entre médias (Mann-Whitney).

## 2.3 RESULTADOS

As duas espécies de macrófitas (*E. azurea* e *U. arrecta*) colonizaram a região litorânea do reservatório de Rosana em profundidades que variaram entre 0,8 a 4,1m. A temperatura da água (21,7 a 23,7 °C), oxigênio dissolvido (5,0 a 7,8 mg/L) e pH (5,58 a 6,96) não variaram significativamente entre os bancos de *E. azureae* *U. arrecta* ( $U_{(10,10)} = 4,0$ ,  $p = 0,074$ ;  $U_{(10,10)} = 2,0$ ,  $p = 0,057$ ;  $U_{(10,10)} = 9,0$ ,  $p = 0,464$ , respectivamente para temperatura, oxigênio e pH. A biomassa de *E. azurea* (que variou de 137 a 233 gPS/m<sup>3</sup>) não diferiu significativamente da biomassa de *U. arrecta* (que variou de 115 a 245 gPS/m<sup>3</sup>) ( $U_{(10,10)} = 8,0$ ;  $p = 0,347$ ). Apesar dos bancos selecionados apresentarem propositalmente biomassas similares, os bancos de *U. arrecta* têm maior densidade de caules, que são mais finos do que os de *E. azurea*.

### 2.3.1 Abundância de invertebrados associados às macrófitas

O número total de invertebrados associados à nativa *E. azurea* e à invasora *U. arrecta* diferiu significativamente ( $U_{(5,5)} = 3,0$ ;  $p = 0,027$ ), sendo muito superior na macrófita nativa, onde foram encontrados 374,6 indivíduos/gPS de planta, quando comparado à invasora, 113,8 indivíduos/gPS de planta. Na nativa *E. azurea* foram registrados 24 táxons de invertebrados e na invasora *U. arrecta* 28, sendo quatro exclusivos da invasora (Tabela 2). Testaceae, larvas de Chironomidae e Ostracoda foram os táxons de invertebrados mais abundantes em ambas as macrófitas, enquanto alguns foram mais abundantes na *E. azurea*, como Trichoptera, Hemiptera, Daphniidae e Bosminidae, e outros na *U. arrecta* como larvas de Syrphidae e Culicidae, Oligochaeta e Gastropoda (Tabela 2).

Tabela 2. Número de indivíduos/gPS (N) e percentual (%) por táxons de invertebrados associados à macrófita nativa *Eichhornia azurea* e à invasora *Urochloa arrecta*. L = larva; P = pupa; N = ninfa.

Invertebrados	<i>Eichhornia azurea</i>		<i>Urochloa arrecta</i>	
	N	%	N	%
Testaceae	103,4	27,6	20,5	18,1
Chironomidae (L)	56,8	15,2	18,1	15,9
Ostracoda	39,6	10,6	12,5	11,0
Cyclopoida	30,7	8,2	7,2	6,4
Trichoptera (L)	23,0	6,1	1,8	1,6
Ephemeroptera	15,9	4,2	5,1	4,5
Bosminidae	14,4	3,8	0,6	0,5
Chydoridae	11,6	3,1	6,2	5,5
Calanoida	9,9	2,6	4,3	3,7
Gastropoda	7,5	2,0	5,1	4,5
Bryozoa	7,3	1,9	3,4	3,0
Daphniidae	7,1	1,9	0,4	0,4
Oligochaeta	6,7	1,8	6,1	5,4
Harpacticoida	6,4	1,7	1,0	0,9
Acarina	6,2	1,6	1,8	1,6
Hemiptera	6,2	1,6	0,7	0,6
Moinidae	6,0	1,6	2,3	2,0
Culicidae (L)	4,5	1,2	3,8	3,4
Syrphidae (L)	3,2	0,8	7,1	6,2
Odonata (N)	2,8	0,7	0,1	0,1
Bivalvia	2,6	0,7	0,1	0,1
Araneae	1,5	0,4	0,1	0,1
Chironomidae (P)	1,1	0,3	2,4	2,1
Hymenoptera	0,4	0,1	0,4	0,4
Collembola			1,8	1,6
Coleoptera			0,3	0,2
Hirudinae			0,1	0,1
Stratiomyidae (L)			0,1	0,1
Total	374,6		113,8	

As amostras de invertebrados associados às macrófitas reobtidas por processos de aleatorização foram ajustadas para 803 táxons de invertebrados. Os dois primeiros eixos da análise de correspondência sumarizaram proporções razoáveis da composição e abundância dos táxons de invertebrados (0,32). Os escores do eixo 1 diferiram significativamente entre as plantas de origem ( $p < 0,001$ ) (Fig. 2), mostrando que a composição e a abundância dos

táxons de invertebrados, que indica a disponibilidade para os peixes, diferiu entre a macrófita nativa *E. azurea* e a invasora *U. arrecta*.

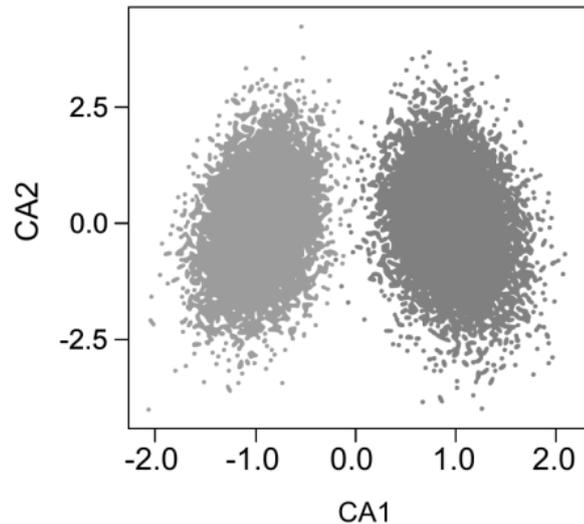


Fig. 2. Análise de correspondência que sumariza a variação na composição e abundância dos táxons de invertebrados associados à macrófita nativa *Eichhornia azurea* e à invasora *Urochloa arrecta*. Os pontos cinza claro indicam amostras provenientes de *E. azurea* e os cinza escuro provenientes de *U. arrecta*.

### 2.3.2 Composição da dieta dos peixes

As amostras de dieta reobtidas por processos de aleatorização foram ajustadas para 84 itens alimentares. Para as quatro espécies analisadas, os dois primeiros eixos sumarizaram proporções razoáveis da composição da dieta (de 0,32 a 0,62) (Fig. 3), e os escores do eixo 1 diferiram significativamente entre as plantas (Tabela 3). Esse resultado mostra que a composição e a abundância dos táxons de invertebrados na dieta das espécies diferiram significativamente entre as plantas nativa *E. azurea* e invasora *U. arrecta*.

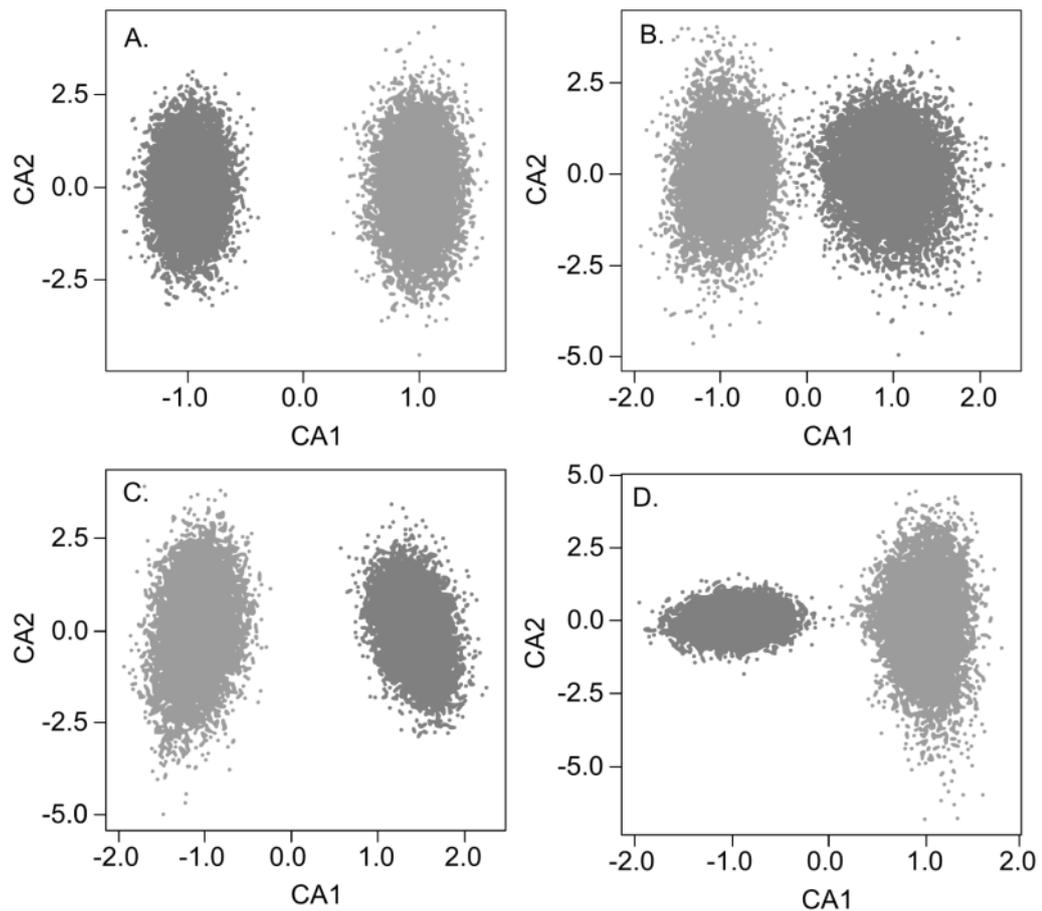


Fig. 3. Análise de Correspondência que sumariza a variação na composição e abundância de invertebrados na dieta de *Hyphessobrycon eques* (A), *Hemigrammus marginatus* (B), *Pyrrhulina australis* (C) e *Serrapinnus notomelas* (D) amostradas em bancos da macrófita nativa *Eichhornia azurea* e em bancos da invasora *Urochloa arrecta*. Os pontos cinza claro indicam amostras provenientes de *E. azurea* e os cinza escuro amostras provenientes de *U. arrecta*.

Tabela 3. Variação explicada pelas Análises de Correspondência que sumarizam a variação na composição e abundância de invertebrados na dieta de espécies de peixes amostradas em bancos da macrófita nativa *Eichhornia azurea* e em bancos da invasora *Urochloa arrecta*. São mostrados os valores de  $p$  para as diferenças nos valores dos escores de *E. azurea* e *U. arrecta*.

Espécie de peixe	Proporção da variação explicada			$p$	
	CA1	CA2	CA1+CA2	CA1	CA2
<i>Hyphessobrycon eques</i>	0,594	0,024	0,618	<0,001	0,500
<i>Hemigrammus marginatus</i>	0,366	0,039	0,405	<0,001	0,493
<i>Pyrrhulina australis</i>	0,546	0,024	0,570	<0,001	0,505
<i>Serrapinnus notomelas</i>	0,579	0,04	0,619	<0,001	0,520

*Hyphessobrycon eques* consumiu predominantemente microcrustáceos (82% da dieta) quando associado à macrófita nativa *E. azurea*, particularmente Chydoridae (31,4%), Calanoida (14,5%) e Cyclopoida (14,2%); quando associado à invasora *U. arrecta*, *H. eques* consumiu insetos (50% da dieta), destacando-se Ephemeroptera (21%) e Chironomidae (17,6%), seguido por microcrustáceos (45,3%), com destaque para Daphniidae (12,2%) e Bosminidae (10,1%) (Tabela 4). *Pyrrulina australis* se alimentou basicamente de insetos que representaram 77% da dieta na macrófita nativa e 86% na invasora; alguns insetos como Homoptera e Collembola foram consumidos em proporções semelhantes nas duas macrófitas, enquanto outros foram mais consumidos na nativa, como Hemiptera (10,4%) e Trichoptera (18%), e outros na invasora, como Chironomidae (11,5%), Hymenoptera (8,3%) e Diptera adulto (6,3%) (Tabela 4). Independente de estar associada à macrófita nativa ou à invasora, *H. marginatus* consumiu preferencialmente microcrustáceos, contudo, a ordem de importância deles variou, já que na nativa houve maior consumo de Moinidae (53,9% da dieta), seguido por Daphniidae (35%), enquanto na invasora Daphniidae (41,8%) foi mais consumida, seguido por Moinidae (31,3%). Além disso, Calanoida (7,3%) e pupa de Diptera (6,7%) foram itens importantes apenas quando *H. marginatus* esteve associada à *U. arrecta*, enquanto quatro itens foram exclusivos na dieta quando associada à nativa (Tabela 4). *Serrapinnus notomelas* consumiu quase que exclusivamente microcrustáceos, que foram responsáveis por 87% da dieta em *E. azurea* e 93% em *U. arrecta*, porém, na macrófita nativa 56% da dieta foi composta por Daphniidae, e na invasora, Moinidae (39%) foi o mais consumido, seguido por Daphniidae (34,6%) (Tabela 4).

Tabela 4. Número (N) e percentual numérico (%) dos invertebrados que compõe a dieta das espécies de peixes amostradas em bancos da macrófita nativa *Eichhornia azurea* (E) e em bancos da invasora *Urochloa arrecta* (U). L= larva; P = pupa; A = adulto. Número entre parênteses indica o número de estômagos analisados.

ITENS	<i>H. eques</i>				<i>P. australis</i>				<i>H. marginatus</i>				<i>S. notomelas</i>			
	E		U		E		U		E		U		E		U	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
	(30)		(30)	(17)		(17)		(30)		(30)		(30)		(30)		
Bosminidae	26	5,9	15	10,1	6	5,2			39	3,1	34	5,4	42	16,5	43	18,6
Chydoridae	139	31,4	11	7,4	7	6,1	8	8,3	11	0,9	7	1,1	12	4,7	2	0,9
Daphniidae	23	5,2	18	12,2	7	6,1			439	35,0	263	41,8	143	56,3	80	34,6
Moinidae	32	7,2	11	7,4					677	53,9	197	31,3	21	8,3	90	39,0
Calanoida	64	14,5	2	1,4					13	1,0	46	7,3	2	0,8		
Cyclopoida	63	14,2	6	4,0												
Harpacticoida	11	2,4											1	0,4		
Ostracoda	5	1,1	4	2,7	2	1,7	1	1,0								
Anfipoda									3	0,2						
Decapoda									17	1,4						
Chironomidae (L)	18	4,1	26	17,6	18	15,6	10	10,4	17	1,4	3	0,5	4	1,6	6	2,6
Chironomidae (P)	9	2,0	7	4,7	3	2,6	11	11,5	13	1,0	42	6,7	17	6,7	5	2,2
Culicidae			6	4,0												
Collembola					13	11,3	15	15,6					1	0,4	1	0,4
Coleoptera			2	1,4	1	0,9			1	0,1	4	0,6				
Diptera (A)					1	0,9	6	6,2	1	0,1	9	1,4				
Ephemeroptera	9	2,0	31	21,0	1	0,9	5	5,2	13	1,0	13	2,1	4	1,6	4	1,7
Hemiptera	9	2,0			12	10,4	6	6,2	2	0,2	3	0,5				
Homoptera					16	13,9	15	15,6	1	0,1						
Hymenoptera					2	1,7	8	8,3	5	0,4	3	0,5	1	0,4		
Lepidoptera							1	1,0								
Odonata					1	0,9										
Stratiomyidae			1	0,7					2	0,2						
Trichoptera (A)					10	8,7	3	3,1								
Trichoptera (L)	5	1,1			11	9,6	3	3,1	1	0,1	1	0,2				
Acarina	1	0,2	6	4,0	2	1,7					3	0,5	2	0,8		
Araneae	7	1,6	1	0,7			4	4,2	1	0,1	2	0,3				
Bryozoa			1	0,7												
Testaceae	21	4,8			2	1,7							4	1,6		

### 2.3.3 Similaridade entre a disponibilidade e o consumo de invertebrados

A similaridade entre a disponibilidade e o consumo de invertebrados foi significativamente maior quando os peixes estiveram associados à macrófita nativa *E. azurea* para *H. marginatus* ( $p = 0,049$ ) e para *S. notomelas* ( $p = 0,001$ ). Entretanto, para *H. eques* ( $p = 0,378$ ) e para *P. australis* ( $p = 0,686$ ) não houve diferença, indicando que a similaridade entre os invertebrados disponíveis e os consumidos pelos peixes foi semelhante tanto nos bancos da nativa como nos da invasora. Ressalta-se que a similaridade foi baixa para todas as espécies

independente se associadas à planta nativa ou à invasora, mostrando que a dieta das espécies não reflete necessariamente a disponibilidade dos invertebrados, tanto em composição quanto em abundância.

#### 2.3.4 Eficiência de forrageamento dos peixes

Os estômagos analisados apresentaram alto grau de repleção, com valores mais frequentes nas categorias 2 e 3, padrão consistente entre todas as espécies de peixes investigadas. Os resultados obtidos pelos GLMs indicaram que o grau de repleção dos estômagos não diferiu entre a macrófita nativa e a invasora (Fig. 4; Tabela 5), mostrando que a espécie invasora não afetou a atividade de forrageamento dos peixes.

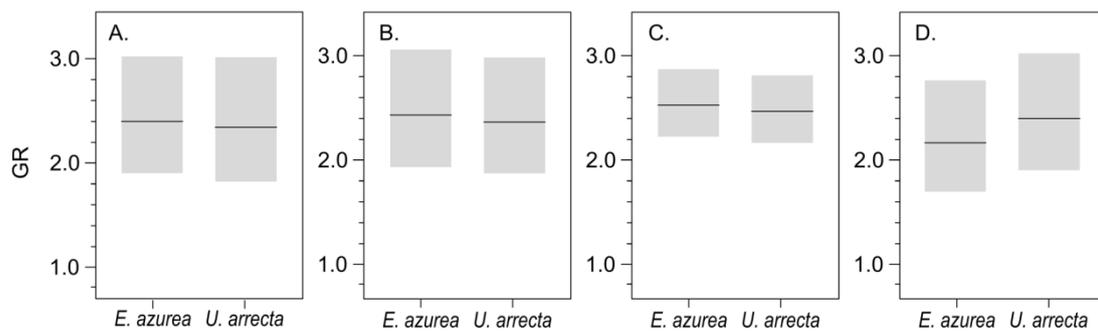


Fig. 4. Grau de repleção dos estômagos de *Hyphessobrycon eques* (A), *Hemigrammus marginatus* (B), *Pyrrhulina australis* (C) e *Serrapinnus notomelas* (D) amostradas em bancos da macrófita nativa *Eichhornia azureae* em bancos da invasora *Urochloa arrecta*. As linhas horizontais pretas indicam o valor predito pelo modelo e o retângulo cinza representa o intervalo de confiança de 95%.

Tabela 5. Resultados obtidos para o teste da diferença (GLM) do grau de repleção dos estômagos das espécies de peixes amostradas em bancos da macrófita nativa *Eichhornia azurea* e em bancos da invasora *Urochloa arrecta*. São apresentados os resultados obtidos para cada uma das espécies (estatística Z e valores de p), assim como as especificações dos modelos ajustados.

Espécie de peixe	Família da distribuição	Função de ligação	GL	Estatística Z	p
<i>H. eques</i>	Poisson	Log	54	-0,13	0,896
<i>H. marginatus</i>	Poisson	Log	58	-0,167	0,868
<i>P. australis</i>	Poisson	Log	32	-0,255	0,800
<i>S. notomelas</i>	Poisson	Log	58	0,598	0,550

O número total de presas consumidas pelas espécies foi maior para os peixes associados à macrófita nativa (Fig. 5), porém, diferença significativa foi verificada apenas para *H. eques* ( $U = 190,0$ ;  $p < 0,001$ ), enquanto *P. australis* ( $U = 117,5$ ;  $p = 0,352$ ), *H. marginatus* ( $U = 425,0$ ;  $p = 0,711$ ) e *S. notomelas* ( $U = 406,0$ ;  $p = 0,515$ ) não mostraram diferença significativa no número de presas consumido entre as duas plantas.

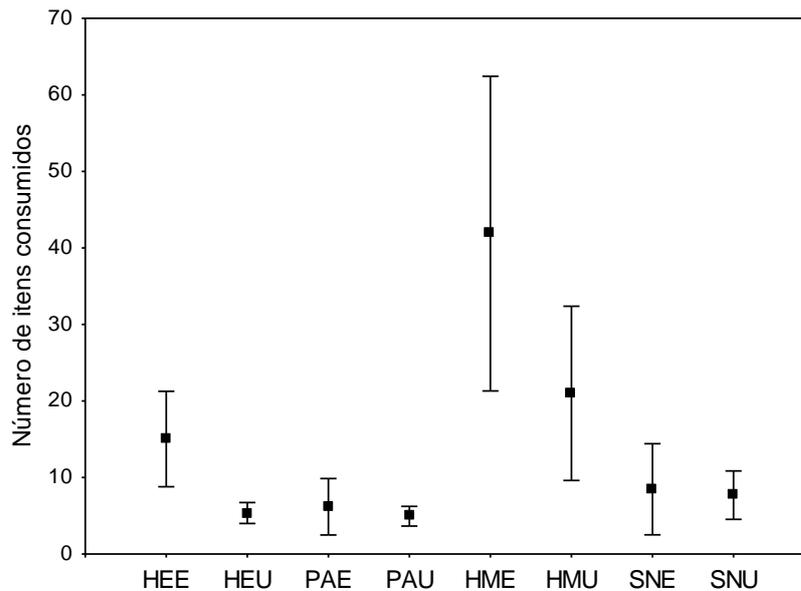


Fig. 5. Valores médios e erro padrão do número total de presas consumidas por *H. eques* (HE), *P. australis* (PA), *H. marginatus* (HM) e *S. notomelas* (SN). As letras E e U após a sigla das espécies representam *Eichhornia azurea* e *Urochloa arrecta*, respectivamente.

## 2.4 DISCUSSÃO

A abundância total de invertebrados, assim como a composição e a abundância dos táxons de invertebrados, diferiram significativamente entre a macrófita invasora *U. arrecta* e a nativa *E. azurea*, corroborando a primeira hipótese. Assim, mesmo que ambas as macrófitas apresentem a mesma forma de vida e que tenham sido avaliadas em biomassas similares, os resultados indicam que elas não ofereceram condições similares para a colonização dos invertebrados. Provavelmente, em decorrência das diferenças na comunidade de invertebrados, a composição da dieta das quatro espécies de peixes também diferiu entre as plantas, como sumarizada pelas análises de correspondência, o que corrobora também, a segunda hipótese do trabalho. Considerando que o número total de invertebrados é um bom indicativo da disponibilidade destes organismos para os peixes que vivem associados a essas

plantas, e que a composição da dieta dos peixes mudou quando eles colonizaram a planta invasora, pode-se sugerir que *U. arrecta* não é um *habitat* de alimentação favorável para os peixes, comparado a nativa *E. azurea*. Além disso, a elevada taxa de crescimento, o elevado potencial de regeneração e a capacidade de deslocar macrófitas nativas, por meio da competição (Michelan et al. 2010b; Amorim et al. 2015), permitiram que *U. arrecta* dominasse extensas áreas litorâneas, e nestas condições, de acordo com os resultados aqui apresentados, esta planta invasora pode afetar negativamente a dieta dos peixes.

Grupos de invertebrados podem ter preferência por diferentes espécies de macrófitas mesmo que estas sejam morfológicamente semelhantes, como observado em estudos realizados com a macrófita invasora *Hydrilla verticillata* e a nativa *Egeria najas*, em que a composição de grupos taxonômicos de invertebrados diferiu entre as plantas, porém a abundância foi semelhante (Mormul et al. 2010a; Carniatto em preparação). Assim, macrófitas estruturalmente similares, mesmo congêneres, não provêm necessariamente *habitats* equivalentes para invertebrados (Wilson & Ricciardi 2009), uma vez que podem apresentar diferenças na textura da superfície, nas taxas de crescimento foliar e senescência, na liberação de substâncias alelopáticas (Taniguchi et al. 2003) e na composição de algas epifíticas, usadas como alimento pelos invertebrados (Wilson & Ricciardi 2009; Mormul et al. 2010b). Além disso, dentro de um ecossistema, macrófitas nativas e seus invertebrados associados podem interagir no curso da evolução e se eles compartilham uma história evolutiva, espera-se que uma espécie nativa suporte maior diversidade de invertebrados que uma exótica (Wilson & Ricciardi 2009).

Ao contrário dos trabalhos descritos acima, que mostraram abundância semelhante de invertebrados entre a invasora *H. verticillata* e a nativa *E. najas* (Mormul et al. 2010a; Carniatto em preparação), os resultados indicaram que mesmo em biomassas semelhantes a invasora *U. arrecta* foi colonizada por um número muito inferior de invertebrados comparada à planta nativa. Essas diferenças podem estar associadas às arquiteturas das plantas, já que as duas primeiras são morfológicamente muito semelhantes (Mormul et al. 2010a), enquanto os bancos de *U. arrecta* apresentam maior densidade de caules mais finos comparativamente aos de *E. azurea*. Essas diferenças estruturais podem afetar a comunidade de invertebrados uma vez que a colonização é direta e indiretamente influenciada pela heterogeneidade do substrato, espaço intersticial e complexidade (Thell et al. 2008). A maior implicação deste resultado pode ser o decréscimo na capacidade de um *habitat* dominado por *U. arrecta* sustentar elevada diversidade e abundância de peixes de pequeno porte que se alimentam de invertebrados. Isto pode ser agravado, ainda, pelo fato dessa invasora, quando em elevadas

biomassas, afetar negativamente a diversidade de macrófitas aquáticas (Michelan et al. 2010b; Amorin et al. 2015), criando um *habitat* homogêneo e consequentemente afetando a comunidade de invertebrados (Thell et al. 2008).

De forma congruente com o que foi encontrado para *U. arrecta*, outras pesquisas também têm demonstrado efeitos negativos de espécies invasoras sobre invertebrados nativos. Por exemplo, uma comparação da comunidade de invertebrados associados às espécies de plantas nativas *Myriophyllum sibiricum* e *Myriophyllum alterniflorum* e à invasora *Myriophyllum spicatum* em lagos e rios da América do Norte mostrou que, mesmo sendo as plantas estreitamente relacionadas e com morfologia similar, a invasora suportou menor diversidade e biomassa de invertebrados, sugerindo que a substituição das nativas pela invasora pode ter consequências para os níveis tróficos mais altos da teia alimentar (Wilson & Ricciardi 2009). Lawrence et al. (2016) também observaram que a invasão de *Thypha* nos Grandes Lagos reduziu a qualidade do *habitat* para macroinvertebrados resultante da homogeneização da diversidade estrutural, o que impactou negativamente organismos predadores pelo decréscimo nos recursos alimentares. Porém, Douglas & O'Connor (2003) avaliaram a comunidade de invertebrados na gramínea invasora *Urochloa mutica* e nas nativas *Oryza meridionalis* e *Hymenachne acutigluma* em uma planície australiana, não encontraram diferenças na abundância de invertebrados, e sugeriram que este resultado é devido à similaridade na forma de crescimento e na estrutura das três macrófitas, e ao fato de que o principal papel funcional das três plantas nesta planície é prover *habitat* para algas que são o principal alimento para os invertebrados.

Para as quatro espécies de peixes estudadas foram constatadas alterações na dieta. Por exemplo, *H. eques* que consumiu basicamente microcrustáceos em *E. azurea*, reduziu o consumo destas presas em *U. arrecta* e passou a consumir maior quantidade de insetos. Para *H. marginatus* e *S. notomelas*, embora microcrustáceos tenham sido os organismos mais predados, a primeira espécie consumiu preferencialmente Moinidae na planta nativa e Daphniidae na invasora, enquanto *S. notomelas* consumiu mais Daphniidae na nativa e Moinidae na invasora. Alterações na assembleia de invertebrados devido a mudanças na composição da vegetação podem levar à alterações nas interações bióticas entre as espécies (Bickel & Closs 2008; Strayer et al. 2003). Assim, além da diferença na disponibilidade das presas entre *U. arrecta* e *E. azurea* ter provavelmente afetado diretamente a composição da dieta dos peixes, a menor disponibilidade de presas na planta invasora pode afetar indiretamente a dieta das espécies, que podem consumir itens alimentares não usuais, como estratégia para reduzir a competição interespecífica (Pielou 1975). Como consequência destas

alterações, os peixes podem consumir presas de menor qualidade nutricional (Kuehne et al. 2016), com efeito em toda a cadeia trófica.

A co-ocorrência é o primeiro requisito para a coevolução, e quanto mais interdependentes as espécies são, mais provável que pares de espécies em diferentes níveis tróficos coevolam (Connell 1980). Considerando a história evolutiva da macrófita *E. azurea* e dos peixes aqui analisados, é esperado que a co-ocorrência dos peixes com a planta nativa resulte em maior similaridade entre os invertebrados disponíveis e os consumidos pelos peixes, como verificado para *H. marginatus* e *S. notomelas*, mas não para *H. eques* e *P. australis*, cujos valores de similaridade não variaram entre a planta nativa e a invasora. Assim, com base nesses resultados, a terceira hipótese foi parcialmente aceita. Apesar da diferença encontrada para *H. marginatus* e *S. notomelas* entre as plantas, a similaridade entre os invertebrados disponíveis e os consumidos foi muito baixa para todas as espécies, independente se associadas à nativa ou à invasora. Esta baixa similaridade foi causada, por exemplo, pela elevada disponibilidade e baixíssimo consumo de Testaceae e Ostracoda e à baixa disponibilidade e ao elevado consumo de Daphniidae e Moinidae. Estes resultados mostram que os peixes se alimentaram seletivamente em ambas as plantas, e que a preferência deve estar associada à acessibilidade e ao valor nutritivo das presas. Populações de peixes que são adaptadas localmente para explorar determinados recursos alimentares removem seletivamente as presas favoritas, reestruturando assim a composição da comunidade (Post et al. 2008; Palkovacs & Post 2009), processo que provavelmente mantém em equilíbrio as comunidades que se relacionam, como na interação invertebrado, peixe e planta nativa.

Estruturas com complexidades estruturais semelhantes são comparáveis em relação ao tamanho dos interstícios (Taniguchi et al. 2003; Thomaz et al. 2008). Para as duas plantas aqui estudadas, a avaliação visual em campo mostrou que os espaços são maiores entre as raízes e os caules de *E. azurea*, já que estas estruturas são menos densas e sobrepostas, do que as de *U. arrecta*. Isso se deve à anatomia das plantas, já que *E. azurea* tem hastes flutuantes longas e raízes secundárias submersas com comprimento menor nas porções mais jovens das hastes, e maior nas porções mais antigas, fornecendo diferentes níveis de heterogeneidade estrutural (Padial et al. 2009). Já a invasora *U. arrecta* apresenta elevada densidade de caules finos que formam camadas espessas de biomassa sob a superfície da água que se unem à parte terrestre (ver Fig. 2), o que pode ser uma barreira física para a movimentações dos peixes afetando a eficiência de predação (Priyadarshana et al. 2001). No entanto, os resultados mostraram que a eficiência de forrageamento dos peixes não foi afetada pela invasora, ou seja, eles conseguiram nadar por entre as estruturas, encontrar e capturar as presas. Assim,

mesmo que ambas as plantas tenham complexidades diferentes, se analisadas em baixas biomassas, como foi neste estudo, a invasora pode representar um *habitat* comparável à nativa. De acordo com Kovalenko et al. (2012), os peixes podem ser capazes de modificar seus comportamentos de alimentação para compensar mudanças na complexidade do *habitat*. Ressalta-se, entretanto, que se esta análise for conduzida em bancos da invasora *U. arrecta* com elevadas biomassas e conseqüentemente elevada complexidade estrutural (Carniatto et al. 2013) possivelmente ocorrerá uma redução na eficiência de forrageamento (Priyadarshana et al. 2001; Thell & Dibble 2008), porém, esta é uma questão ainda em aberto. Assim, a quarta hipótese de que a eficiência de forrageamento seria maior na planta nativa foi rejeitada.

Em resumo, os resultados mostraram que de fato a invasora alterou tanto a composição e a abundância de invertebrados quanto a composição da dieta dos peixes, contudo, não afetou a eficiência de forrageamento dos peixes. Porém, vale ressaltar que as análises foram realizadas com plantas em níveis intermediários de biomassa, e que quando *U. arrecta* se torna dominante forma bancos mono-específicos, reduzindo a heterogeneidade biótica e alterando a complexidade do *habitat*. Nestas condições, a eficiência de forrageamento dos peixes pode diminuir, seja pela redução na disponibilidade das presas, seja pela elevada estruturação do *habitat* que pode se transformar em uma barreira física dificultando a movimentação dos peixes entre as estruturas submersas e a detecção e captura das presas. Além disso, os impactos de *U. arrecta* no reservatório de Rosana são ainda mais preocupantes porque, pelo fato de ser um lago artificial, a falta da dinâmica natural entre as comunidades e a introdução de várias outras espécies não-nativas pode causar uma cascata de prejuízos para as comunidades nativas.

## REFERÊNCIAS

- Agostinho AA, Gomes LC, Thomaz SM (2005) Conservation of the biodiversity of Brazil's inland waters. *Conserv Biol* 19: 646-652
- Agostinho AA, Pelicice FM, Júlio-Jr HF (2006) Introdução de espécies de peixes: unidades de conservação. In: Campos, JB, Tossulino MCP, Müller CRC (eds) Unidades de conservação: ações para valorização da biodiversidade. Instituto Ambiental do Paraná, Curitiba, pp 95-117
- Agostinho AA, Thomaz SM, Gomes LC, Baltar SLSMA (2007) Influence of the macrophytes *Eichhornia azurea* on fish assemblage of the upper Paraná River floodplain (Brazil). *Aquatic Ecol* 41: 611-619
- Algarte VM, Siqueira NS, Ruwer DT, Osorio NC, Rodrigues L (2017) Richness of periphytic algae and its relationship with hydrological attributes. *Braz J Bot* 40:735–740
- Amorim SR, Umetsu CA, Toledo D, Camargo AFM (2015) Effects of a non native species of Poaceae on aquatic macrophyte community composition: A comparison with a native species. *J Aquat Plant Manag* 53: 191-196
- Bickel TO, Closs GP (2008) Fish distribution and diet in relation to the invasive macrophyte *Lagarosiphon major* in the littoral zone of Lake Dunstan, New Zealand. *Ecol Freshw Fish* 17: 10–19
- Carniatto N, Thomaz SM, Cunha ER, Fugi R, Ota RR (2013) Effects of an invasive alien Poaceae on aquatic macrophytes and fish communities in a Neotropical Reservoir. *Biotropica* 45: 747–754
- CESP (1998) Conservação e manejo nos reservatórios: limnologia, ictiologia e pesca. São Paulo: Série Divulgação e Informação 220pp
- Colon-Gaud JC, Kelso WE, Rutherford DA (2004) Spatial distribution of macroinvertebrates inhabiting hydrilla and coontail beds in the Atchafalaya Basin, Louisiana. *J Aquat Plant Manage* 42: 85-91
- Connell JH (1980) Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35: 131-138
- Cronk QCB, Fuller JL (1995) Plant invaders. Chapman & Hall, London
- Dibble ED, Killgore KJ, Harrel SL (1996) Assessment of fish-plant interaction. *Am Fish Soc* 16: 357-372
- Dibble ED, Pelicice FM (2010) Influence of aquatic plant-specific habitat on an assemblage of small Neotropical floodplain fishes. *Ecol Freshw Fish* 19: 381-389
- Dibble ED, Thomaz SM, Padial AA (2006) Spatial complexity measured at a multi-scale in three aquatic plant species. *J Freshw Ecol* 21: 239-247
- Douglas MM, O'Connor RA (2003) Effects of the exotic macrophyte, para grass (*Urochloa mutica*), on benthic and epiphytic macroinvertebrates of a tropical floodplain. *Freshw Biol* 48: 962-971
- Fleming JP, Dibble ED (2015) Ecological mechanisms of invasion success in aquatic macrophytes. *Hydrobiologia* 746: 23–37

- Gallardo, B., Clavero, M., Sanchez, M.I., Vila, M. (2016). Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Global Change Biology* 22, 151–163
- Gotelli NJ, Colwell RK (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol Letters* 4: 379-391
- Hussner A, Stiers I, Verhofstad MJJM, Bakker ES, Grutters BMC, Haury J, Van Valkenburg JLCH, Brundu G, Newman J, Clayton JS, Anderson LWJ, Hofstra D (2017) Management and control methods of invasive alien freshwater aquatic plants: A review. *Aquat Bot* 136: 112–137
- Higuti J, Martens K (2016) Invasive South American floating plants are a successful substrate for native Central African pleuston. *Biol Invasions* 18:1191–1201
- Kolada A, Kutyla S (2016) *Elodea canadensis* (Michx.) in Polish lakes: a non-aggressive addition to native flora. *Biol Invasions* 18: 3251-3264
- Kovalenko KE, Thomaz SM, Warfe DM (2012) Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia* 685:1–17
- Kuehne LM, Olden JD, Rubenson ES (2016) Multi-trophic impacts of an invasive aquatic plant. *Freshw Biol* 61: 1846-1861
- Lawrence BA, Bourke K, Lishawa SC, Tuchman NC (2016) *Typha* invasion associated with reduced aquatic macroinvertebrate abundance in northern Lake Huron coastal wetlands. *J Great Lakes Res* 42: 1412-1419
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WL, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol Appl* 10: 689-710
- Michelan TS, Thomaz SM, Carvalho P, Rodrigues RB, Silveira MJ (2010a) Regeneration and colonization of an invasive macrophyte grass in response to desiccation. *Nat Conserv* 20: 133-139
- Michelan TS, Thomaz SM, Mormul RP, Carvalho P (2010b) Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Freshw Biol* 55: 1315-1326
- Mormul RP, Thomaz SM, Higuti J, Martens K (2010a) Ostracod (Crustacea) colonization of a native and a non-native macrophyte species of Hydrocharitaceae in the Upper Paraná floodplain (Brazil): an experimental evaluation. *Hydrobiologia* 644: 185-193
- Mormul RP, Thomaz SM, Silveira MJ, Rodrigues L (2010b) Epiphyton or macrophyte: which primary producer attracts the snail *Hebetancylus moricandi*? *Am Malacol Bull* 28: 127-133
- Orsi ML, Britton JR (2014) Long-term changes in the fish assemblage of a neotropical hydroelectric reservoir. *J Fish Biol* 84: 1964-1970.
- Padial AA, Thomaz SM, Agostinho AA (2009) Effects of structural heterogeneity provide by floating macrophyte *Eichhornia azurea* on the predation efficiency and habitat use of the small Neotropical fish *Moenkhausia sanctaefilomenae*. *Hydrobiologia* 624: 161-170
- Palkovacs EP, Post DM (2009) Experimental evidence that phenotypic divergence in predators drives community divergence in prey. *Ecology* 90:300–305
- Pelicice FM, Agostinho AA (2009) Fish fauna destruction after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) in a Neotropical reservoir. *Biol Invasions* 11: 1789–1801
- Pielou EC (1975) *Ecological Diversity*. John Wiley & Sons, New York

- Post DM, Palkovacs EP, Schielke EG, Dodson SI (2008) Intraspecific phenotypic variation in a predator affects community structure and cascading trophic interactions. *Ecology* 89:2019–2032
- Pott VJ, Pott A, Lima LCP, Oliveira AKM (2011) Aquatic macrophyte diversity of the Pantanal wetland and upper basin. *Braz J Biol* 71: 255-263
- Prado AVR, Goulart E, Pagotto JPA (2016) Ecomorphology and use of food resources: inter- and intraspecific relationships of fish fauna associated with macrophyte stands. *Neotrop Ichthyol* 14: e150140
- Przemyslaw GB, Beck MW, Cross TK, Koch JD, Bartodziej WM, Sorensen PW (2016) Biological invasion by a benthivorous fish reduced the cover and species richness of aquatic plants in most lakes of a large North American ecoregion. *Global Change Biology* 22: 3937–3947
- Priyadarshana T, Asaeda T, Manatunge J (2001) Foraging behaviour of planktivorous fish in artificial vegetation: the effects on swimming and feeding. *Hydrobiologia* 442: 231-239
- Reinert BL, Bornschein MR, Firkowski C (2007) Distribution, population size, habitat and conservation of the Marsh Antwren, *Stymphalornis acutirostris* Bornschein, Reinert e Teixeira, 1995 (Thamnophilidae). *Rev Bras Ornithol* 15: 493-519.
- Sammons SM, Maceina MJ (2006) Changes in diet and food consumption of largemouth bass following large-scale hydrilla reduction in Lake Seminole, Georgia. *Hydrobiologia* 560:109–120
- Savino JF, Stein RA (1989) Behavioural interactions between fish predators and their prey: effects of plant density. *Anim Behav* 37: 311-321
- Schultz R, Dibble E (2012) Effects of invasive macrophytes on freshwater fish and macroinvertebrate communities: the role of invasive plant traits. *Hydrobiologia* 684:1–14
- Silva Matos DM, Pivello VR (2009) O impacto das plantas invasoras nos recursos naturais de ambientes terrestres – alguns casos brasileiros. *Ciência e Cultura* 61: 27-30
- Simberloff D. (2003) How much information on population biology is needed to manage introduced species? *Conserv. Biol.* 17: 83-92
- Stiers I, Crohain N, Josens G, Triest L (2011) Impact of three aquatic invasive species on native plants and macroinvertebrates in temperate ponds. *Biol Invasions* 13:2715–2726
- Strayer DL, Lutz C, Malcom HM, Munger K, Shaw WH (2003) Invertebrate communities associated with a native (*Vallisneria americana*) and an alien (*Trapa natans*) macrophyte in a large river. *Freshw Biol* 48: 1938–1949
- Taniguchi H, Takano S, Tokeshi M (2003) Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshw Biol* 48: 718–728
- Teixeira MC, Bini LM, Thomaz SM (2017) Biotic resistance buffers the effects of nutrient enrichment on the success of a highly invasive aquatic plant. *Freshw Biol* 62: 65–71
- Thell HJ, Dibble ED, Madsen JD (2008) Differential influence of a monotypic and diverse native aquatic plant bed on a macroinvertebrate assemblage: an experimental implication of exotic plant induced habitat. *Hydrobiologia* 600: 77-87
- Thomaz SM, Cunha ER (2010) The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnol Bras* 22: 218-236

- Thomaz SM, Dibble ED, Evangelista LR, Higuiri J, Bini LM (2008) Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshw Biol* 53: 358-367
- Vitousek PM, Antonio CM, Loop LD, Rejmanek M, Westbrooks R (1997) Introduced species: a significant component of human-caused global change. *J Ecol* 21: 1-16
- Warfe DM, Barmuta LA (2004) Habitat structural complexity mediates the foraging success of multiple predator species. *Oecologia* 141: 171–178
- Wilson SJ, Ricciard A (2009) Epiphytic macroinvertebrate communities on Eurasian watermilfoil (*Myriophyllum spicatum*) and native milfoils *Myriophyllum sibiricum* and *Myriophyllum alterniflorum* in eastern North America. *Can J Fish Aquat Sci* 66: 18-30

### 3 AVALIAÇÃO EXPERIMENTAL DE UMA MACRÓFITA INVASORA PARECIDA COM A NATIVA AFETANDO A EFICIÊNCIA DE FORRAGEAMENTO E A COMPOSIÇÃO DA DIETA DE PEIXES ASSOCIADOS

#### RESUMO

A introdução de plantas aquáticas, por si só, aumenta a homogeneização do *habitat*, mas além disso, pode afetar toda a comunidade local com efeitos negativos na cadeia trófica. O objetivo deste estudo foi avaliar experimentalmente a composição, abundância, riqueza e diversidade de invertebrados oferecidos pela macrófita invasora *Hydrilla verticillata*, e os efeitos potenciais sobre a composição da dieta, amplitude do nicho trófico e eficiência de forrageamento dos peixes a ela associados. Foi utilizada a macrófita nativa *Egeria najas* como controle, já que ambas são submersas e possuem arquitetura e complexidade física muito semelhante. Não foi encontrada diferença significativa na abundância, riqueza ou diversidade de invertebrados disponíveis nas macrófitas nativa e invasora, contudo, a composição foi significativamente diferente. A eficiência de forrageamento foi alta nos dois tratamentos, e a diferença entre as duas macrófitas não foi significativa. Os itens alimentares Ephemeroptera e larva de Ceratopogonidae dominaram a dieta de peixes dos mesocosmos com *H. verticillata*, enquanto Ephemeroptera e Nematoda nos mesocosmos com *E. najas*. Apesar disso, a composição da dieta dos peixes também não diferiu significativamente entre os tratamentos, bem como a amplitude do nicho trófico. Portanto não há evidência de que *Hydrilla verticillata* afete a densidade de invertebrados associados, e como consequência a dieta e a eficiência de forrageamento dos peixes. Isso significa que no *habitat* natural, em biomassas razoáveis e semelhantes às da espécie nativa, a planta invasora pode substituir a nativa sem causar grandes danos às espécies de peixes que vivem associadas.

**Palavras-chave:** *Hydrilla verticillata*. Espécie exótica. Introdução. Disponibilidade de presa. *Moenkhausia forestii*.

## EXPERIMENTAL EVALUATION OF AN INVASIVE MACROPHYTE SIMILAR TO THE NATIVE AFFECTING FORAGING EFFICIENCY AND DIET COMPOSITION OF ASSOCIATED FISH

### ABSTRACT

The introduction of aquatic plants by itself increases the homogenization of the *habitat*, but in addition, it can affect an entire local community with negative effects on the food chain. The objective of this study was to evaluate the composition, abundance, richness and diversity of the resources offered by the invasive macrophyte *Hydrilla verticillata* and potential effects on the diet composition, trophic niche breadth and foraging efficiency of small fishes associated. A native macrophyte specie *Egeria najas* was used as control, since they both are submersed and have architecture and physical complexity very similar. No significant difference was found in the abundance, richness or diversity of invertebrates found available in native and invasive macrophytes, however, a different composition was found. The foraging efficiency was high in both treatments and the differences between two macrophytes were not significant. The food items Ephemeroptera and larva of Ceratopogonidae dominated the fish diet of the treatment with *H. verticillata*, while Ephemeroptera and Nematoda in the treatment with *E. najas*. In spite of this, the fish diet did not differ significantly between treatments, as well as the trophic niche breadth. There is no evidence that *H. verticillata* affects the density of associated invertebrates, and as a consequence, fish diet and foraging efficiency. This means that in natural *habitat*, in reasonable biomass as native species (rare fact for invasive species), the invasive plant can replace the native without causing great damage to the associated fish species.

**Keywords:** *Hydrilla verticillata*. Exotic species. Introduction. Prey availability.

### 3.1 INTRODUÇÃO

É aceito que *habitat* litorâneos em ecossistemas neotropicais de água doce dominados por macrófitas fornecem áreas de refúgio, forrageamento e reprodução para peixes de pequeno porte e juvenis de espécies de grande porte (Savino & Stein, 1989; Chick & MacIvor, 1997; Agostinho et al., 2007; Prado et al., 2016; Grzybkowska et al., 2017; Dias et al., 2017). A complexidade estrutural das macrófitas incrementa a heterogeneidade ambiental (Dibble et al., 1996; Thomaz et al., 2008; Dibble & Pelicice, 2010), criando *microhabitats* que sustentam, por exemplo, elevada densidade de invertebrados (Takeda et al., 2003; Thomaz et al., 2008; Colares et al., 2013; Higuti & Martens, 2016), favorecendo peixes invertívoros que têm nas áreas vegetadas seus *habitat* de alimentação (Casatti et al., 2003; Carniatto et al., 2014; Bradshaw et al., 2015; Prado et al., 2016).

Peixes que vivem associados todo ciclo de vida a macrófitas possuem comportamentos específicos, como baixa atividade de natação e alta exploração dos interstícios entre as raízes, sendo a captura das presas dependente da sua disponibilidade e da interação predador-presa, que por sua vez é limitada pelo ambiente físico (Priyadarshana et al., 2001). Além disso, a elevada complexidade estrutural fornecida por plantas aquáticas pode proteger invertebrados contra a predação (Rantala et al., 2004; Meerhoff et al., 2007). Considerando a teoria de forrageamento ótimo, de acordo com Padiál et al. (2009) em ambientes fisicamente mais estruturados os peixes capturam as presas com maior disponibilidade, devido à dificuldade de encontrá-las, enquanto nos menos estruturados, onde a captura é menos custosa, a escolha de uma presa com maior valor energético é favorecida, sugerindo que a heterogeneidade pode mediar a preferência alimentar dos predadores. Assim, a maior abundância de peixes pode ser encontrada em ambientes com complexidade estrutural intermediária, onde as presas são suficientemente disponíveis para os predadores (Grenouillet et al., 2002) e o *habitat* físico não representa um fator limitante para a busca das presas.

Os ecossistemas aquáticos têm sido cenário de invasões biológicas em escala global (Jenkins, 2003), que alteram a estrutura das comunidades por meio da exclusão de espécies nativas (Mack et al., 2000) e são vistas como grave ameaça à biodiversidade (Vitousek et al., 1997; Simberloff, 2003; Agostinho et al., 2005; Przemyslaw et al., 2016; Gallardo et al., 2016). A introdução de espécies, por si só, aumenta a homogeneização do *habitat*, porém, seu efeito é ampliado se as espécies introduzidas causarem a extinção de espécies endêmicas (Rahel, 2002). Os efeitos de macrófitas invasoras sobre comunidades aquáticas nativas têm

sido relatados para diferentes tipos de ecossistemas (e.g., Madsen et al., 1991; Schultz & Dibble, 2012; Thomaz et al., 2015; Bradshaw et al., 2015; Kuehne et al., 2016). O desenvolvimento em massa de uma espécie de planta invasora modifica a composição, a estrutura e a abundância da comunidade de macrófitas nativas (Michelan et al., 2010; Carniatto et al., 2013), afetando a estrutura física do *habitat*, e altera a composição e densidade de outras comunidades, como os macroinvertebrados que apresentam preferência por *habitat* particulares e estratégias alimentares específicas (Thell & Dibble, 2008). Particularmente para a ictiofauna associada a macrófitas, a eliminação de espécies de plantas nativas e as altas biomassas alcançadas pelas invasoras (Sousa et al., 2010; Sousa, 2011; Carniatto et al., 2013) levam à homogeneização dos *habitat* o que, hipoteticamente, pode afetar as bases da teia alimentar uma vez que influencia a qualidade dos recursos alimentares (Thomaz & Cunha, 2010).

A macrófita invasora *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle é nativa da Ásia e Austrália, porém apresenta ampla distribuição fora de sua área nativa (Cook & Lüönd, 1982). Foi registrada na planície do alto rio Paraná, em 2005, onde se tornou rapidamente abundante no canal principal (Thomaz et al., 2009; Sousa et al., 2010), atingindo elevados valores de biomassa (Sousa, 2011). Atributos como órgãos de resistência, grande amplitude ecológica, altas taxas de crescimento e capacidade de dispersão, fornecem a *H. verticillata* um alto potencial para invadir com sucesso diferentes *habitat*, infestando grandes áreas com bancos densos e elevados valores de biomassas (Sousa, 2011). Esta invasora apresenta arquitetura, estratégias ecológicas e forma de crescimento similar à de *Egeria najas* Planchon, submersa nativa dominante na planície, indicando que interações competitivas podem ser intensas entre estas duas espécies (Sousa et al., 2010). *Hydrilla verticillata* é uma competidora superior e pode exercer pressão significativa em *habitat* colonizados por espécies nativas, como observado em alguns ambientes do rio Paraná, onde foi dominante, eliminando ou reduzindo a abundância de *E. najas* (Sousa et al., 2010; Sousa, 2011).

Estudos que compararam a estrutura de assembleias de Ostracoda, Chironomidae e Oligochaeta associadas à *H. verticillata* e à *E. najas* mostraram que a densidade, riqueza e diversidade não diferiram entre as espécies de macrófitas, porém, a composição das assembleias diferiu (Mormul et al., 2010a; Behrend et al., 2013), indicando que a macrófita invasora e a nativa podem fornecer diferentes tipos de recursos alimentares para os peixes que vivem a elas associados. Por exemplo, um estudo de campo envolvendo cinco espécies de peixes associadas a bancos dominados por *H. verticillata* e por *E. najas* evidenciou que a

eficiência de forrageamento dos peixes não diferiu entre estas macrófitas, enquanto a dieta diferiu para três das cinco espécies analisadas (Carniatto et al., 2014).

Neste estudo, avaliou-se experimentalmente se a macrófita invasora *H. verticillata* tem papel comparável à nativa *E. najas* como local de alimentação para peixes de pequeno porte. Foram avaliados a disponibilidade de invertebrados na invasora *H. verticillata* e os efeitos potenciais desta sobre a composição da dieta e a eficiência de forrageamento de *Moenkhausia forestii* Benine, Mariguela & Oliveira 2009 (Characiformes: Characidae), utilizando como controle a nativa *E. najas*. Em experimentos como este, ambas as macrófitas encontram-se sob as mesmas condições bióticas (por exemplo, biomassa e idade das plantas) e abióticas e, assim, possíveis diferenças na disponibilidade de alimento e na dieta dos peixes podem ser atribuídas principalmente às diferenças entre as plantas (Mormul et al., 2010a). Baseado em resultados obtidos com as assembleias de invertebrados associados à planta nativa e à invasora (Mormul et al., 2010a; Behrend et al. 2013) que são usados como alimento por *M. forestii* (Quirino et al., 2015; 2017), foram testadas três hipóteses: (i) a composição taxonômica dos invertebrados difere entre *H. verticillata* e *E. najas*, porém a abundância, a riqueza e a diversidade de espécies não diferem; (ii) em função de (i), a composição qualitativa da dieta de *M. forestii* difere entre *H. verticillata* e *E. najas*, mas a composição quantitativa e a largura do nicho trófico não diferem; (iii) a eficiência e forrageamento não difere entre *H. verticillata* e *E. najas*. Salienta-se que a inovação deste estudo reside principalmente no fato de que uma espécie nativa com tipo biológico semelhante à invasora foi utilizada como controle no experimento, uma estratégia raramente empregada em estudos que avaliam impactos de espécies exóticas.

### 3.2 MÉTODOS

Neste experimento foram utilizadas as espécies *Hydrilla verticillata* (hidrila), invasora mais abundante na planície do alto rio Paraná, e *Egeria najas* (egeria), uma das espécies nativas abundantes nesta planície e em outros ecossistemas aquáticos neotropicais. Elas são muito similares quanto à arquitetura, forma de crescimento e complexidade física. São enraizadas e submersas, formando um dossel com longos caules e folhas que apresentam forma, borda e textura semelhantes (Mormul et al., 2010b).

A espécie de peixe utilizada no experimento foi *Moenkhausia forestii*, uma espécie de pequeno porte (comprimento máximo = 3,8 cm - Benine et al., 2009) da família Characidae, abundante na planície, onde também é nativa, habita áreas litorâneas colonizadas por macrófitas e consome predominantemente invertebrados aquáticos (Quirino et al., 2015; 2017). Estas características tornam esta espécie apropriada para estudar os efeitos de macrófitas invasoras sobre a ecologia alimentar de peixes de pequeno porte que colonizam macrófitas aquáticas.

As plantas e os peixes foram coletados Canal Cortado (22°47'30"S, 53°24'37"W) localizado na planície de inundação do alto rio Paraná. Para reduzir possíveis variações que podem ser causadas pela idade da planta, as macrófitas foram coletadas em profundidade variando de 1,5 a 2,0m para evitar que fossem jovens ou senescentes, assumindo que todas as plantas amostradas tiveram tempo similar para serem colonizados por invertebrados (Thomaz et al., 2008). Os peixes foram amostrados usando redes de arrasto, conduzidas na região litorânea. Peixes e macrófitas foram trazidos para o laboratório da Base Avançada de Pesquisas da Universidade Estadual de Maringá, localizada nas margens do rio Paraná em Porto Rico (PR). O experimento foi conduzido nos dias 14 e 15 de janeiro de 2015.

### 3.2.1 Procedimento experimental

Antes de iniciar o experimento, os peixes ficaram em jejum em tanques com água coletada no rio Paraná e filtrada com rede de plâncton (68 µm), por um período de 12 horas. O experimento foi conduzido em mesocosmos de 60l e constituído de dois tratamentos: um com a planta invasora hidrila, e outro com a nativa egeria, com seis réplicas para cada tratamento, totalizando 12 unidades amostrais. Fragmentos de aproximadamente 15 cm da parte apical das plantas de cada unidade amostral foram retirados e fixados em álcool 70% para análise da disponibilidade de invertebrados. As plantas foram amarradas em forma de ramo e transplantadas nos mesocosmos, que foram completados com água do rio Paraná (filtrada em rede de plâncton de 68 µm), e permaneceram assim até que a estrutura se tornasse semelhante àquela encontrada no ambiente natural. Em cada unidade amostral foram colocados 20 indivíduos de *M. forestii*, que permaneceram nos mesocosmos durante 12 horas (das 7 às 19 horas). O experimento foi realizado no período diurno porque a atividade alimentar de várias espécies de peixes, incluindo caracídeos de pequeno porte, associadas à macrófita é maior neste período (Pelicice & Agostinho, 2006). Em cada unidade amostral foram tomadas medidas de temperatura, oxigênio dissolvido e pH, utilizados para descrever

as condições nos mesocosmos. Após este período, os mesocosmos foram drenados e os peixes e as plantas retirados. Os peixes foram anestesiados com benzocaína e fixados em formol 4% para posterior análise dos estômagos, e as plantas foram separadas, lavadas e secas até peso constante (PS) em estufa a 60 °C.

No laboratório, os invertebrados associados aos fragmentos das plantas foram removidos e analisados com o auxílio de microscópio estereoscópico. Os invertebrados foram identificados, ao menor grupo taxonômico possível, e contados. Todos os peixes dos mesocosmos foram medidos, pesados e seus estômagos retirados. Com o auxílio de um microscópio estereoscópico, os estômagos foram avaliados visualmente quanto ao grau de repleção (Gr) e atribuída a seguinte escala: Gr0= estômago completamente vazio; Gr1= até 25% de enchimento; Gr2= entre 25 e 75% de enchimento; e Gr3= enchimento > 75%. Posteriormente, o conteúdo dos estômagos com Gr 2 e 3 (108 em hidrila, 74 em egeria) foram analisados sob microscópio estereoscópico e óptico, e os itens identificados utilizando a mesma resolução taxonômica empregada para os invertebrados associados às plantas, e quantificados pelo método volumétrico (Hyslop, 1980). Além de invertebrados, os peixes também consumiram uma quantidade expressiva de vegetal. Como o objetivo do trabalho foi avaliar os efeitos da planta invasora sobre a disponibilidade de invertebrados para peixes de pequeno porte que vivem associados à macrófitas, o item vegetal foi retirado das análises da dieta.

### *3.2.2 Análise dos dados*

Valores de biomassa das macrófitas (expressos em gramas de peso seco - gPS), temperatura, oxigênio dissolvido e pH, entre os tratamentos, foram analisados pelo teste de Mann-Whitney, com o objetivo de verificar se estavam sob as mesmas condições. Dados de abundância (expressa como número total de invertebrados por amostra), de riqueza (número de grupos taxonômicos) e diversidade (calculada por meio do Índice de Shannon) dos invertebrados disponíveis entre os tratamentos (hidrila e egeria) foram analisados pelo teste Mann-Whitney. Para estas análises foi usado o teste não-paramétrico porque os pressupostos de normalidade e homogeneidade não foram atingidos. Para verificar se a composição qualitativa e quantitativa dos táxons de invertebrados disponíveis diferia entre os tratamentos foi aplicada Análise de Variância Permutacional Multivariada (PERMANOVA; Anderson, 2001). Para a análise qualitativa foi usada matriz de dados de ocorrência dos invertebrados

(presença e ausência), e como medida de dissimilaridade a distância de Jaccard. Para a composição quantitativa, que avalia simultaneamente a ocorrência e a abundância de cada táxon, foi usada matriz de dados de número de invertebrados, e como medida de dissimilaridade a distância de Bray-Curtis. Foram geradas 9999 permutações para avaliar a significância do pseudo- $F$  derivado da PERMANOVA.

A eficiência de forrageamento *M. forestii* foi avaliada por meio do grau de repleção estomacal médio (GRm) expresso pela seguinte equação:  $GRm = (N_0*0)+(N_1*1)+(N_2*2)+(N_3*3)/N$ , onde:  $N_0$ ,  $N_1$ ,  $N_2$  e  $N_3$  correspondem ao número de indivíduos com grau de enchimento 0, 1, 2 e 3, respectivamente, e  $N$  é o número total de indivíduos analisados. A largura do nicho trófico foi avaliada pela da riqueza de itens alimentares na dieta e do Índice de Levins (Krebs, 1998), utilizando-se a seguinte fórmula:  $B = 1 / (\sum_{i=1}^n p_i^2)$ , onde:  $B$  = amplitude do nicho trófico,  $p_i$  é a proporção da presa  $i$  na dieta, e  $n$  é o número de itens alimentares. Os valores da amplitude variam de 1 a  $n$ . Diferenças na eficiência de forrageamento (avaliada pelo GRm), riqueza de itens alimentares e largura do nicho trófico ( $B$ ) entre os tratamentos (hidrila e egeria) foram analisadas por meio do teste Mann-Whitney (foi usado o teste não-paramétrico porque os pressupostos de normalidade e homogeneidade não foram atingidos).

Para verificar se a composição qualitativa e quantitativa da dieta de *M. forestii* diferiu entre os tratamentos foi aplicada Análise de Variância Permutacional Multivariada (PERMANOVA; Anderson, 2001). Para a análise qualitativa foi usada matriz de dados de ocorrência dos itens alimentares (presença e ausência), e como medida de dissimilaridade a distância de Jaccard. Para a composição quantitativa foi usada matriz de dados de volume dos itens alimentares, e como medida de dissimilaridade a distância de Bray-Curtis. Foram usadas 9999 permutações para avaliar a significância do pseudo- $F$  derivado da PERMANOVA.

As análises de permutação foram conduzidas no *R Programming Environment* usando o pacote *Vegan* (*The R Project for Statistical Computing*, <http://www.r-project.org/>) e os testes de médias no programa Statistica 7.0 (Statsoft, 2005).

### 3.3 RESULTADOS

Os valores médios da biomassa das macrófitas não diferiram significativamente ( $p = 0,955$ ) entre hidrila ( $7,51 \pm 5,32$ gPS) e egeria ( $7,32 \pm 4,6$  gPS). Os valores de temperatura (hidrila =  $29,5 \pm 0,35$  °C; egeria =  $29,8 \pm 0,31$  °C), oxigênio dissolvido ( $5,8 \pm 1,08$  mg/L;  $7,01 \pm 0,9$  mg/L) e pH ( $8,2 \pm 0,8$ ;  $8,3 \pm 0,98$ ) não diferiram significativamente entre os tratamentos (todos os valores de  $p > 0,05$ ). Estes resultados mostraram que a macrófita nativa e a invasora forneceram *habitat* similares considerando as variáveis abióticas e de estrutura física para os invertebrados e os peixes e, assim, diferenças na colonização dos invertebrados e na dieta dos peixes podem ser atribuídas principalmente à identidade das espécies de macrófitas.

Foram registrados 22 grupos taxonômicos associados às macrófitas, totalizando 1578 indivíduos. Em hidrila foram encontrados 21 táxons e 904 indivíduos, e em egeria 16 táxons e 674 indivíduos (Tabela 1). Houve uma tendência de maior abundância numérica, riqueza de grupos taxonômicos e diversidade de invertebrados associados à hidrila (Fig. 1), no entanto, não houve diferença significativa destes atributos entre as macrófitas ( $U_{(3,3)} = 3,0$ ;  $p = 0,51$ ,  $U_{(3,3)} = 3,0$ ;  $p = 0,48$  e  $U_{(3,3)} = 4,0$ ;  $p = 0,82$ , respectivamente). A composição de táxons diferiu significativamente entre hidrila e egeria (pseudo- $F = 5,47$ ;  $p = 0,004$ ), sendo esta diferença associada à ocorrência de Coleoptera, Odonata, Lepidoptera, Bosminidae e Cyclopoida exclusivamente em hidrila (Tabela 1). Contudo, a composição quantitativa dos táxons, que avalia simultaneamente a ocorrência e a abundância de cada táxon, não variou significativamente entre as macrófitas (pseudo- $F = 0,33$ ;  $p = 0,9$ ), como indicado pela abundância de Oligochaeta (hidrila= 47,6%; egeria= 48,5%), Ostracoda (8,5%; 6,9%), Nematoda (8,4%; 6,5%), testaceae (6,8%; 6,4%) e Gastropoda (6,2%; 6,9%), invertebrados numericamente mais abundantes em ambas as macrófitas (Tabela 1).

Tabela 1. Número total (N) e percentual numérico (%N) de invertebrados associados à invasora *Hydrilla verticillata* (hidrila) e à nativa *Egeria najas* (egeria).

TÁXONS	Hidrila		Egeria	
	N	N%	N	N%
Oligochaeta	430	47,61	327	48,52
Ostracoda	77	8,52	47	6,97
Nematoda	76	8,41	44	6,53
Testaceae	61	6,75	43	6,38
Gastropoda	56	6,20	47	6,97
Conchostraca	38	4,20	21	3,12
Chironomidae (L)	31	3,42	35	5,19
Trichoptera (L)	27	2,99	17	2,52
Ceratopogonidae (L)	22	2,43	27	4,01
Acarina	20	2,21	26	3,86
Bivalvia	11	1,21	9	1,34
Bosminidae	10	1,10		
Lepidoptera (L)	8	0,88		
Chydoridae	7	0,77	9	1,34
Daphniidae	7	0,77	8	1,19
Cyclopoida	7	0,77		
Platyhelminthes	7	0,77		
Coleoptera (L)	6	0,66		
Chironomidae (P)	1	0,11	7	1,04
Ephemeroptera	1	0,11	5	0,74
Odonata (N)	1	0,11		
Hymenoptera (T)			2	0,30

(L) = larva; (N) = ninfa; (P) = pupa; (T) = terrestre

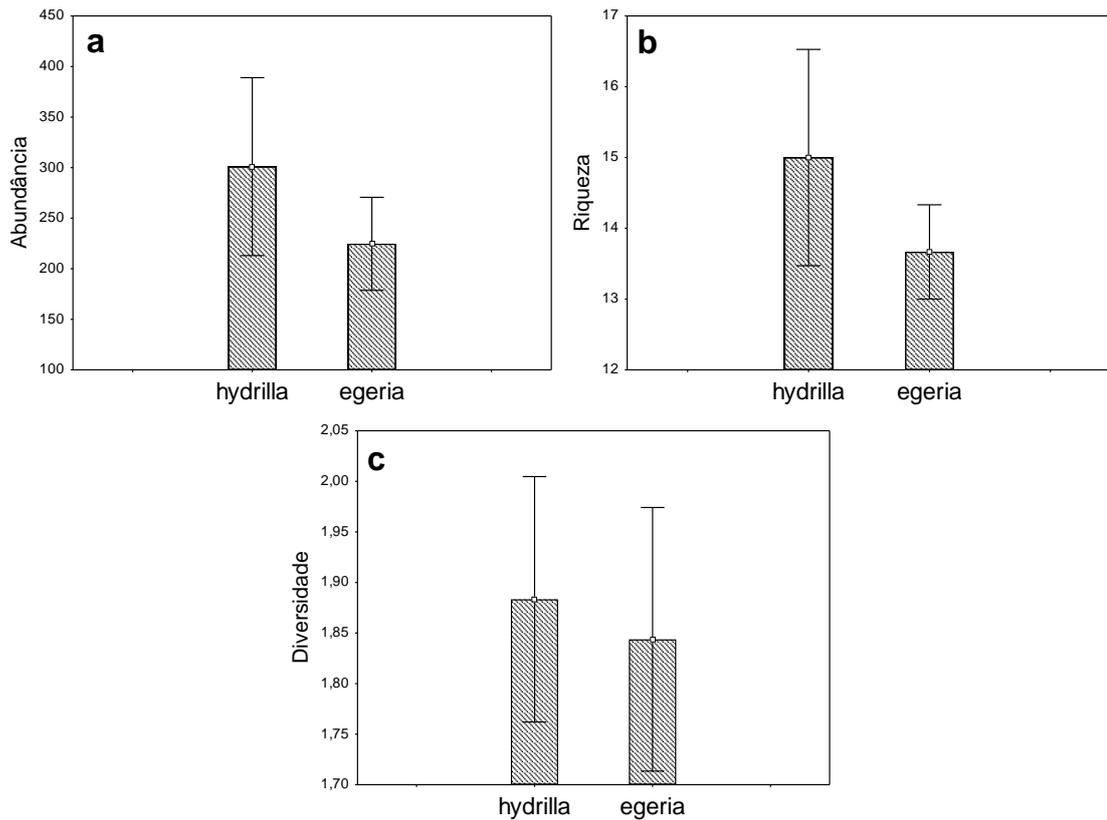


Fig. 1. Valores médios ( $\pm$  erro padrão) da abundância numérica (a) riqueza taxonômica (b) e diversidade de Shannon (c) de invertebrados nos tratamentos com a invasora *Hydrilla verticillata* (hidrila) e com a nativa *Egeria najas* (egeria).

Não houve diferença significativa na eficiência de forrageamento dos peixes, ( $U_{(7,7)} = 13,0$ ;  $p = 0,11$ ) entre as duas espécies de macrófitas, embora tenha sido maior em hidrila do que em egeria (Fig. 2). A riqueza de itens alimentares na dieta e a amplitude do nicho trófico (que avalia simultaneamente a riqueza e a equitabilidade dos itens na dieta) não variaram significativamente entre as macrófitas ( $U_{(7,7)} = 12,0$ ;  $p = 0,587$ ;  $U_{(7,7)} = 16,0$ ;  $p = 0,74$ , respectivamente) (Fig. 2). A composição qualitativa e quantitativa da dieta de *M. forestii* não variou significativamente entre as macrófitas (pseudo- $F_{(1,82)} = 0,77$ ;  $p = 0,57$ , pseudo- $F_{(1,82)} = 0,99$ ;  $p = 0,40$ , respectivamente) (Tabela 2). Ephemeroptera, Ceratopogonidae, Nematoda e Conchostraca foram os itens mais consumidos por *M. forestii*, e apresentaram percentuais semelhantes na dieta entre as macrófitas (Tabela 2). No entanto, alguns itens tiveram participação mais expressiva na dieta de *M. forestii* quando associada à hidrila ou à egeria. Este é o caso de Coleoptera, Chironomidae, Bosminidae e Testaceae, que foram mais consumidos em hidrila, enquanto Ostracoda, Oligochaeta e Acarina foram mais consumidos em egeria (Tabela 2).

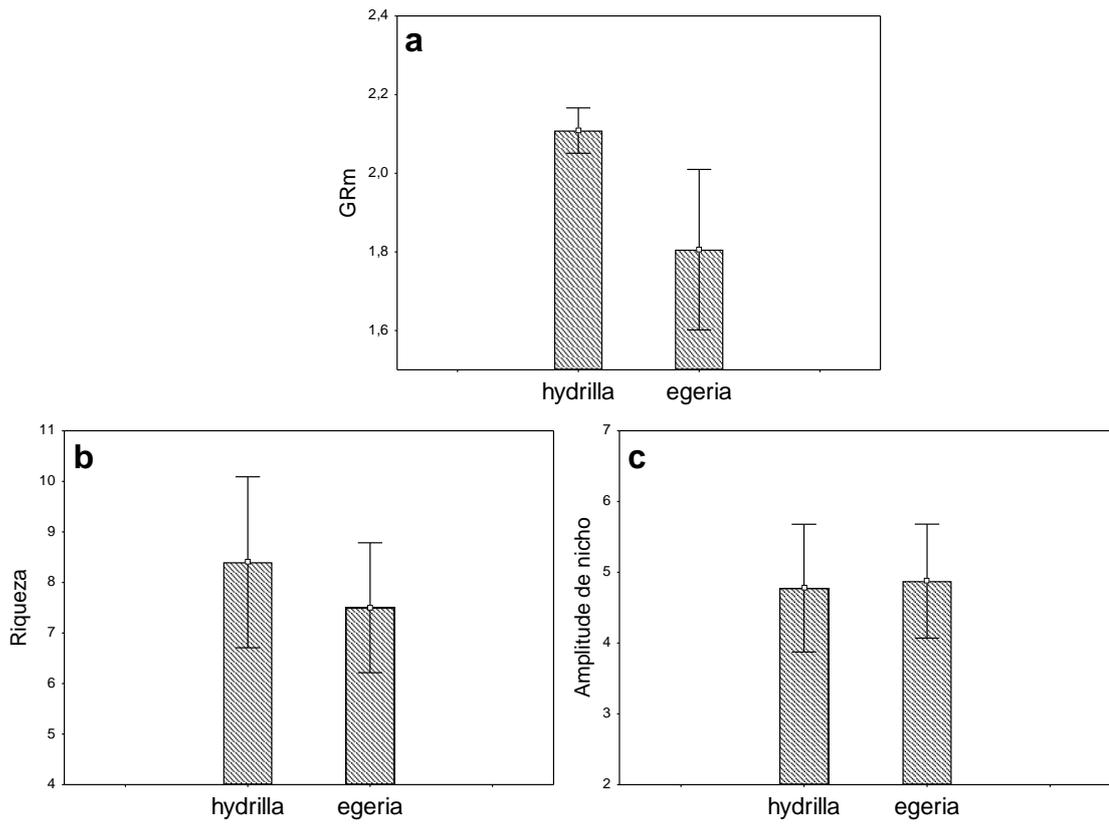


Fig. 2. Valores médios ( $\pm$  erro padrão) do grau de repleção estomacal (Eficiência de forrageamento-GRm) (a), da riqueza de invertebrados na dieta (b) e da amplitude do nicho trófico (Índice de Levins) (c) de *M. forestii* nos tratamentos com *Hydrilla verticillata* (hidrila) e com *Egeria najas* (egeria)

Tabela 2. Percentual volumétrico (%V) dos itens alimentares na dieta de *Moenkhausia forestti* nos tratamentos com *Hydrilla verticillata* (hidrila) e com *Egeria najas* (egeria).

Itens	hidrila	egeria
	%V	%V
Ephemeroptera	21,95	20,44
Ceratopogonidae (L)	12,20	9,78
Coleoptera (L)	10,98	1,78
Chironomidae (L)	9,76	4,44
Nematoda	8,54	10,67
Conchostraca	7,32	6,22
Bosminidae	6,10	1,78
Testaceae	4,27	1,78
Chironomidae (P)	3,66	
Trichoptera(L)	3,66	
Hymenoptera (T)	3,05	6,22
Ostracoda	2,44	9,78
Oligochaeta	1,22	8,89
Acarina	1,22	7,11
Chydoridae	1,22	4,89
Hemiptera		1,78
Daphniidae	1,22	0,89
Moinidae	1,22	
Thysanoptera		3,56

(L) = larva; (P) = pupa; (T) = terrestre

### 3.4 DISCUSSÃO

Os resultados mostraram que a *H. verticillata* teve abundância de invertebrados, riqueza e diversidade de táxons similar à *E. najas*, mas a composição de táxons diferiu entre a macrófita invasora e a nativa, corroborando a primeira hipótese. Além disso, de acordo com as análises multivariadas, a composição qualitativa e quantitativa da dieta de *M. forestti* e a amplitude de nicho não variaram entre as plantas. Esses resultados contrariam parcialmente a segunda hipótese, já que a expectativa era que a composição qualitativa da dieta variasse entre as plantas, como um resultado da diferença na composição dos táxons disponíveis. Assim, os principais resultados contrariaram a expectativa de que ocorram efeitos negativos de macrófitas invasoras. De fato, os efeitos potenciais de macrófitas aquáticas invasoras sobre as

comunidades aquáticas nativas é ainda uma questão em aberto, havendo resultados contraditórios (Thomaz & Cunha, 2010). Alguns estudos evidenciam efeitos negativos de macrófitas invasoras sobre a diversidade de invertebrados (Colon-Gaud et al., 2004; Stiers et al., 2011; Lawrence et al., 2016) e peixes (Carniatto et al., 2013), enquanto outros sugerem que as macrófitas invasoras constituem-se em *habitat* favorável (Barrientos & Allen, 2008; Mormul et al., 2010a; Cunha et al., 2011; Higuti & Martins, 2016). Se plantas invasoras e nativas apresentam arquiteturas semelhantes e ocupam o mesmo estrato na coluna de água, como é o caso de hidrila e egeria aqui estudadas, provavelmente são percebidas de forma similar pelos peixes (Dibble et al., 1996; Cunha et al., 2011), assim, hipoteticamente, ambas podem ser utilizadas como refúgio e local de alimentação. No entanto, várias características planta-específica, como textura das folhas, postura, taxas de crescimento foliar e senescência, liberação de alelopáticos e outras substâncias químicas, podem afetar a riqueza e abundância de invertebrados associados (Taniguchi & Tokeshi, 2003) e conseqüentemente, a eficiência de forrageamento e a composição da dieta de peixes que usam estes *habitats* como área de alimentação.

Em relação aos invertebrados associados às duas espécies de macrófitas, resultados semelhantes foram obtidos por Mormul et al. (2010a) e Behrend et al. (2013), que mostraram que apenas a composição específica das assembleias de Ostracoda, Chironomidae e Oligochaeta variou entre *H. verticillata* e *E. najas*. Mormul et al. (2010a) sugeriram que como as duas plantas têm arquiteturas semelhantes, diferenças na composição de Ostracoda podem estar associadas a características específicas das plantas, como diferença na colonização de microorganismos e deposição de matéria orgânica, recursos alimentares usados por esses invertebrados. Esta associação poderia ser feita para o trabalho, porém, os táxons que diferiram entre as macrófitas tiveram abundância muito baixa para indicar preferência para colonizar uma ou outra planta. Se a resolução taxonômica usada tivesse sido menor, provavelmente seriam encontradas diferenças mais pronunciadas na composição dos invertebrados, como por exemplo, a ocorrência exclusiva de algumas espécies de Oligochaeta em hidrila e outras em egeria como relatado por Behrend et al. (2013). Porém, é pouco provável que diferenças em nível de espécie influenciem a dieta de peixes invertívoros.

A diferença na composição de invertebrados entre as plantas foi resultado da presença exclusiva de vários táxons em hidrila (como Coleoptera, Odonata e Lepidoptera). Porém, ressalta-se que esses invertebrados apresentaram percentual numérico muito baixo (< 1,0 %) e por essa razão provavelmente não influenciaram a disponibilidade de alimento para *M. forestti*. A similaridade na abundância total de invertebrados associados à hidrila e egeria não

indica necessariamente que as plantas têm a mesma disponibilidade de alimento para os peixes, já que muitas espécies que vivem associadas à macrófitas apresentam certo grau de preferência alimentar (Casatti et al., 2003; Pelicice & Agostinho, 2006). Por exemplo, Kuehne et al. (2016) registraram maior abundância de cladóceros, gastrópodos, quironomídeos, odonatas e efemerópteros associados a plantas nativas e dominância de anfípodos nas invasoras, e sugeriram que a planta invasora pode não ser um local de forrageamento favorável para os peixes, dada a baixa qualidade nutricional de anfípodos. No entanto, quando considerada a abundância por táxon também não houve diferença entre hidrila e egeria (mostrado pela PERMANOVA), evidenciando que a invasora é capaz de fornecer os mesmos recursos alimentares que a nativa para *M. forestti*. Neste sentido, a abundância de invertebrados, embora sem diferença significativa, foi mais elevada em hidrila, tendência observada em vários trabalhos que avaliaram a densidade de invertebrados entre plantas nativas e invasoras (Behrend et al., 2013; Kelly et al., 2015; Higuti & Martins, 2016). A maior densidade de Chironomidae em *H. verticillata*, quando comparada a *E. najas*, por exemplo, foi justificada pela dominância de alguns gêneros oportunistas que são beneficiados pelo rápido incremento na densidade e biomassa da planta invasora (Behrend et al., 2013).

A composição qualitativa e quantitativa da dieta de *M. forestti* e a amplitude de nicho não variaram entre as plantas. Assim, embora a composição dos táxons tenha variado entre as plantas, isso não se refletiu na dieta, pois Ephemeroptera, Ceratopogonidae, Chironomidae e Nematoda foram os invertebrados mais consumidos em ambas as espécies de macrófitas (ver Tabela 2). Em condições naturais, Chironomidae e Ephemeroptera também foram os recursos mais consumidos por *M. forestti* (Quirino et al., 2017), indicando que mesmo quando associada à planta invasora sua dieta é semelhante à do seu *habitat* natural. Os recursos mais consumidos por *M. forestti*, como Ephemeroptera, apresentaram disponibilidade muito baixa, enquanto Oligochaeta, que representou quase a metade do número total de invertebrados em ambas as macrófitas, foi pouco consumido, principalmente em hidrila. Elevada quantidade de Oligochaeta tem sido observada para macrófitas com diferentes complexidades, como *Nymphaea amazonum*, *Cabomba furcata* e *Eichhornia azurea* (Thomaz et al., 2008). A baixa proporção desses invertebrados (Oligochaeta) na dieta de *M. forestti* comparada à sua abundância nas plantas pode estar associada à preferência por outras presas (por exemplo, Ephemeroptera e larvas de Diptera), à dificuldade de serem visualizados ou ao fato de estarem aderidos à parte das plantas não acessíveis a *M. forestti*. Não se pode descartar também que esses invertebrados possam ter sido subestimados em função da rápida digestão (Bickel & Closs, 2008). Independentemente da discrepância entre a disponibilidade desses táxons de

invertebrados e seu consumo, os dados evidenciam não haver efeito das espécies de macrófitas sobre suas taxas de consumo nem sobre a preferência dos peixes por alguns desses itens alimentares.

Os resultados mostraram que, além da disponibilidade de presas e da composição da dieta, a eficiência de forrageamento de *M. forestti* também não variou entre a macrófita invasora e a nativa, portanto não há evidência que hidrila afetou negativamente a alimentação dos peixes. Assim, a eficiência de predação de *M. forestti* foi mantida, e a capacidade de capturar suas presas usuais não foi limitada pela invasora hidrila. Esses resultados alcançam robustez por se assemelharem ao que foi registrado *in situ* para algumas espécies de peixes na planície do alto rio Paraná (Carniatto et al., 2014). A semelhança da atividade alimentar de peixes que utilizaram hidrila e egeria provavelmente está associada ao fato de ambas as macrófitas apresentarem arquitetura muito semelhante e ocuparem o mesmo estrato na coluna de água, o que permite que os peixes tenham igual percepção das duas plantas (Dibble et al., 1996; Cunha et al., 2011). De fato, a estrutura física da macrófita pode ser mais importante em determinar a escolha do *habitat* do que a relação evolutiva entre o peixe e a macrófita nativa (Figueiredo et al., 2015). Deve-se considerar, no entanto, que a biomassa da invasora e da nativa, neste estudo e em Carniatto et al. (2014), foi similar, e a eficiência de predação pode diminuir quando a complexidade de *habitat* supera um limiar (Thell & Dibble, 2008), tornando-se uma limitação física para a movimentação do predador e a captura das presas (Priyadarshana et al., 2001). Assim, pelo fato de ter sido controlada a densidade das plantas no experimento, provavelmente os resultados não se aplicam para ecossistemas onde hidrila alcance valores de biomassa superiores aos de egeria.

A despeito de estudos que evidenciam efeitos de macrófitas invasoras sobre peixes (e.g., Fleming & Dibble, 2015; Carniatto et al., 2013), resultados semelhantes aos aqui encontrados demonstram que a invasora foi um *habitat* de alimentação favorável para peixes, foram encontrados por Bickel & Closs (2008). Esses autores mostraram que a invasora *Lagorosiphon major* foi um importante local de alimentação para *Gobiomorphus cotidianus*, desempenhando a mesma função ecossistêmica de uma macrófita nativa. No lago Izabal, Guatemala, bancos de *H. verticillata* também foram considerados locais favoráveis para refúgio e alimentação para peixes da região litorânea (Barrientos & Allen, 2008). Porém, efeitos negativos de hidrila sobre a dieta e, particularmente, sobre a eficiência de forrageamento dos peixes, foram encontrados por Sammons & Maceina (2006). Estes autores avaliaram a dieta, eficiência de forrageamento e crescimento de *Micropterus salmoides* em duas densidades de *H. verticillata* em um lago da Georgia, e mostraram que em menores

densidades da invasora houve incremento na eficiência de forrageamento, resultando em taxa de crescimento maior de *M. salmoides*, e concluíram que a eficiência de predação é mais importante que uma possível mudança na dieta. De acordo com Shultz & Dibble (2012) resultados contraditórios sobre os efeitos de uma planta invasora (como descrito acima para hidrila) sugerem que as comunidades de macroinvertebrados e de peixes respondem à invasão de acordo com as características da invasora, bem como do ambiente que ela invadiu.

Em conclusão, não houve diferença na disponibilidade de invertebrados entre as macrófitas invasora e nativa investigadas. A composição da dieta e a eficiência de forrageamento de *M. forestti* também não diferiram quando esse peixe foi submetido exclusivamente a cada uma dessas espécies. Esse resultado deve estar associado à similaridade na arquitetura de hidrila e egeria e, provavelmente, ao fato de o experimento ter sido conduzido com biomassa de plantas semelhante, o que não impõe restrição física à eficiência de predação. Porém, caso a invasora forme bancos monoespecíficos com elevada densidade e biomassa, pode haver mudanças da estrutura das comunidades de macroinvertebrados e peixes, com potenciais alterações da interação entre os peixes e as macrófitas (Dibble et al., 1996). Assim, os resultados permitem sugerir que no *habitat* natural a macrófita invasora hidrila com biomassa semelhante à nativa egeria, pode fornecer área de alimentação para peixes de pequeno porte que se alimentam de invertebrados aquáticos comparável à nativa egeria.

## REFERÊNCIAS

- Agostinho, A. A., Thomaz, S. M., Gomes, L. C. & Baltar, S. L. S. M. A. (2007). Influence of the macrophytes *Eichhornia azurea* on fish assemblage of the upper Paraná River floodplain (Brazil). *Aquatic Ecology*, 41, 611-619.
- Agostinho, A. A., Gomes, L. C. & Thomaz, S. M. (2005). Conservation of the biodiversity of Brazil's inland waters. *Conservation Biology*, 19, 646-652.
- Agostinho, A. A., & Zalewski, M. (1996). A planície alagável do alto rio Paraná: importância e preservação (Upper Paraná River floodplain: Importance and Preservation). Maringá - Paraná, EDUEM.100 p.
- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26, 32-46.
- Barrientos, C. A. & Allen, M. S. (2008). Fish abundance and community composition in native and non-native plants following *Hydrilla* colonization at Lake Izabal, Guatemala. *Fish Management Ecology*, 15, 99–106.
- Behrend, R. D. L., Teixeira, M. C., Fernandes, S. L. P., Camargo, J. C., Rosin, G. C. & Takeda, A. M. (2013). Effects of a native and a non- native macrophyte species of Hydrocharitaceae on Chironomidae and Oligochaeta assemblages structure. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 35, 351-358.
- Benine, R. C., Mariguela, T. C. & Oliveira, C. (2009). New species of *Moenkhausia* Eigenmann, 1903 (Characiformes: Characidae) with comments on the *Moenkhausia oligolepis* species complex. *Neotropical Ichthyology*, 7,161-168.
- Bickel, T. O. & Closs, G. P. (2008). Fish distribution and diet in relation to the invasive macrophyte *Lagarosiphon major* in the littoral zone of Lake Dunstan, New Zealand. *Ecology of Freshwater Fish*, 17, 10–19.
- Bradshaw, E. L., Allen, M. S. & Netherland, M. S. (2015). Spatial and temporal occurrence of hypoxia influences fish habitat quality in dense *Hydrilla verticillata*. *Journal of Ecology Freshwater*, 30, 491-502.
- Carniatto, N., Fugi, R., Thomaz, S. M. & Cunha, E. R. (2014). The invasive submerged macrophyte *Hydrilla verticillata* as a foraging habitat for small-sized fish. *Natureza & Conservação*, 12, 30-35.
- Carniatto, N., Thomaz, S. M. Cunha, E. R., Fugi, R. & Ota, R.R. (2013). Effects of an invasive alien Poaceae on aquatic macrophytes and fish communities in a Neotropical Reservoir. *Biotropica*, 45, 747-754.
- Casatti, L., Mendes, H. F. & Ferreira, K. M. (2003). Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana reservoir, Paranapanema River, Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 63, 213-222.
- Chick, J. H. & McIvor, C. C. (1997). Habitat selection by three littoral zone fishes: effects of predation pressure, plant density and macrophyte type. *Ecology of Freshwater Fish*, 6, 27–35.
- Colares, M. A. M., Bonecker, C. C., Simões, N. R., Alves, G. M. & Lansac-Tôha, F. A. (2013). Structure of the zooplankton communities in macrophytes stand of a Neotropical floodplain (the Paraná River, Brazil). *International Review of Hydrobiology*, 98, 89–103.

- Colon-Gaud, J. C., Kelso, W. E. & Rutherford, D. A. (2004). Spatial Distribution of Macroinvertebrates Inhabiting Hydrilla and Coontail Beds in the Atchafalaya Basin, Louisiana. *Journal of Aquatic Plant Management*, 42, 85-91.
- Cook, C. D. K. & Luond, R. (1982). A revision of the genus *Hydrilla* (Hydrocharitaceae). *Aquatic Botany*, 13, 485-504.
- Cunha, E. R., Thomaz, S. M., Evangelista, H. B. A., Carniato, J., Souza, C. F. & Fugi, R. (2011). Small-sized Fish Assemblages do not differ between a native and a recently established non-indigenous macrophyte in a neotropical ecosystem. *Natureza & Conservação*, 9, 61-66.
- Dias, R. M., Silva, J. C. B. Gomes, L. C. & Agostinho, A. A. (2017). Effects of macrophyte complexity and hydrometric level on fish assemblages in a Neotropical floodplain. *Environmental Biology of Fishes*, 100, 703–716.
- Dibble, E. D. & Pelicice, F. M. (2010). Influence of aquatic plant-specific habitat on an assemblage of small Neotropical floodplain fishes. *Ecology of Freshwater Fish*, 19, 381-389.
- Dibble, E. D., Killgore, K. J. & Harrel, S. L. (1996). Assessment of fish-plant interaction. *American Fisheries Society Symposium*, 16, 357-372.
- Figueiredo, B. R. S., Mormul, R. P. & Thomaz, S. M. (2015). Swimming and hiding regardless of the habitat: prey fish do not choose between a native and a non-native macrophyte species as a refuge. *Hydrobiologia*, 746, 285-290.
- Fleming, J. P. & Dibble, E. D. (2015). Ecological mechanisms of invasion success in aquatic macrophytes. *Hydrobiologia*, 746, 23–37.
- Gallardo, B., Clavero, M., Sanchez, M. I. & Vila, M. (2016). Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Global Change Biology*, 22, 151–163.
- Grenouillet, G., Pont, D. & Seip, K. L. (2002). Abundance and species richness as a function of food resources and vegetation structure: juvenile fish assemblages in rivers. *Ecography*, 25, 641-650.
- Grzybkowska, M., Kucharski, L., Dukowska, M., Takeda, A. M., Lik, J. & Leszczynska, J. (2017). Submersed aquatic macrophytes and associated fauna as an effect of Dam operation on a large lowland river. *Ecological Engineering*, 99, 256-264.
- Higuti, J. & Martens, K. (2016). Invasive South American floating plants are a successful substrate for native Central African pleuston. *Biological Invasions*, 18, 1191–1201.
- Hyslop, E. P. (1980). Stomach contents analysis, a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17, 411-429.
- Jenkins, M. (2003). Prospects for Biodiversity. *Science*, 302, 1175-1177.
- Kelly, R., Harrod, C., Maggs, C. A. & Reid, N. (2015). Effects of *Elodea nuttallii* on temperate freshwater plants, microalgae and invertebrates: small differences between invaded and uninvaded areas. *Biological Invasions*, 17, 2123–2138.
- Krebs, C. J. (1998). Ecological methodology. Menlo Park: Benjamin/Cummings, 652p.
- Kuehne, L. M., Olden, J. D. & Rubenson, E. S. (2016). Multi-trophic impacts of an invasive aquatic plant. *Freshwater Biology*, 61, 1846–1861.

- Lawrence, B. A., Bourke, K., Lishawa, S. C. & Tuchman, N. C. (2016). *Typha* invasion associated with reduced aquatic macroinvertebrate abundance in northern Lake Huron coastal wetlands. *Journal of Great Lakes Research*, 42, 1412-1419.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. L., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10, 689-710.
- Madsen, J. D., Sutherland, J. W., Bloomfield, J. A., Eichler, L. W. & Boylen, C. W. (1991). The decline of native vegetation under dense Eurasian watermilfoil canopies. *Journal of Aquatic Plant Management*, 29, 94-99.
- Meerhoff, M., Iglesias, C., Teixeira-Mello, C. F., Clemente, J. M., Jensen, E., Lauridsen, T. L. & Jeppesen, E. (2007). Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biology*, 52, 1009-1021.
- Michelan, T. S., Thomaz, S. M., Mormul, R. P. & Carvalho, P. (2010). Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Freshwater Biology*, 55, 1315-1326.
- Mormul, R. P., Thomaz, S. M., Higuti, J. & Martens, K. (2010a). Ostracod (Crustacea) colonization of a native and a non-native macrophyte species of Hydrocharitaceae in the Upper Paraná floodplain (Brazil): an experimental evaluation. *Hydrobiologia*, 64, 185-193.
- Mormul, R. P., Thomaz, S. M., Silveira, M. J. & Rodrigues, L. (2010b). Epiphyton or macrophyte: which primary producer attracts the snail *Hebetancylus moricandi*? *American Malacological Bulletin*, 28, 127-133.
- Padial, A. A., Thomaz, S. M. & Agostinho, A. A. (2009). Effects of structural heterogeneity provide by floating macrophyte *Eichhornia azurea* on the predation efficiency and habitat use of the small Neotropical fish *Moenkhausia sanctaefilomenae*. *Hydrobiologia*, 624, 161-170.
- Pelicice, F. M. & Agostinho, A. A. (2006). Feeding ecology of fishes associated with *Egeriaspp.* patches in a tropical reservoir, Brazil. *Ecology of Freshwater Fish*, 15, 10-19.
- Prado, A. V. R., Goulart, E. & Pagotto J.P. A. (2016). Ecomorphology and use of food resources: inter- and intraspecific relationships of fish fauna associated with macrophyte stands. *Neotropical Ichthyology*, 14, e150140.
- Priyadarshana, T., Asaeda, T. & Manatunge, J. (2001). Foraging behaviour of planktivorous fish in artificial vegetation: the effects on swimming and feeding. *Hydrobiologia*, 442, 231-239.
- Przemyslaw, G. B., Beck, M. W., Cross, T. K., Koch, J. D., Bartodziej, W. M. & Sorensen, P. W. (2016). Biological invasion by a benthivorous fish reduced the cover and species richness of aquatic plants in most lakes of a large North American ecoregion. *Global Change Biology*, 22, 3937-3947.
- Quirino, B. A., Carniatto, N., Gaiotto, J. V. & Fugli, R. (2015). Seasonal variation in the use of food resources by small fishes inhabiting the littoral zone in a Neotropical floodplain lake. *Aquatic Ecology*, 49, 431-440.
- Quirino, B. A., Carniatto, N., Guglielmetti, R. & Fugli, R. (2017). Changes in diet and niche breadth of a small fish species in response to the flood pulse in a Neotropical floodplain lake. *Limnologia*, 62, 126-131.

- Rahel, F. J. (2002). Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 291-315.
- Rantala, M. J., Ilmonen, J., Koskimäki, J., Suhonen, J. & Tynkkynen, K. (2004). The macrophyte, *Stratiotes aloides*, protects larvae of dragonfly *Aeshna viridis* against fish predation. *Aquatic Ecology*, 38, 77–82.
- Sammons, S. M. & Maceina, M. J. (2006). Changes in diet and food consumption of largemouth bass following large-scale hydrilla reduction in Lake Seminole, Georgia. *Hydrobiologia*, 560, 109–120.
- Savino, J. F. & Stein, R.A. (1989). Behavioural interactions between fish predators and their prey: effects of plant density. *Animal Behaviour*, 37, 311-321.
- Schultz, R. & Dibble, E. (2012). Effects of invasive macrophytes on freshwater fish and macroinvertebrate communities: the role of invasive plant traits. *Hydrobiologia*, 684, 1-14.
- Simberloff, D. (2003). How much information on population biology is needed to manage introduced species? *Conservation Biology*, 17, 83-92.
- Sousa, W. T. Z. (2011). *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae), a recent invader threatening Brazil's freshwater environments: a review of the extent of the problem. *Hydrobiologia*, 669, 1-20.
- Sousa, W. T. Z., Thomaz, S.M. & Murphy, K.J. (2010). Response of native *Egeria najas* Planch. and invasive *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle to altered hydroecological regime in a subtropical river. *Aquatic Botany*, 92, 40-48.
- Stiers, I., Crohain, N., Josens, G. & Triest, L. (2011). Impact of three aquatic invasive species on native plants and macroinvertebrates in temperate ponds. *Biological Invasions*, 13, 2715–2726.
- Takeda, A. M., Souza-Franco, G. M., Melo, S. M. & Monkolski, A. (2003). Invertebrados associados às macrófitas aquáticas da planície de inundação do alto rio Paraná (Brasil). In: Thomaz, S.M. & L.M. Bini, eds. *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: Eduem, pp. 231-242.
- Taniguchi, H. N. & Tokeshi, M. (2003). Influences of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology*, 48, 718-728.
- Thell, H. J. & Dibble, E. D. (2008). An Experimental Simulation of an Exotic Aquatic Macrophyte Invasion and Its Influence on Foraging Behavior of Bluegill. *Journal of Freshwater Ecology*, 23, 79-89.
- Thomaz, S. M., Kovalenko, K. E., Havel, J. E. & Kats, L. B. (2015). Aquatic invasive species: general trends in the literature and introduction to the special issue. *Hydrobiologia*, 746, 1-12.
- Thomaz, S. M. & Cunha, E. R. (2010). The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22, 218-236.
- Thomaz, S. M., Carvalho, P., Padial, A. A. & Kobayashi, J. T. (2009). Temporal and spatial patterns of aquatic macrophyte diversity in the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology*, 69, 617-625.
- Thomaz, S. M., Dibble, E. D., Evangelista, L. R., Higuti, J. & Bini, L. M. (2008). Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology*, 53, 358-367.

Vitousek, P. M., Antonio, C. M., Loop, L. D., Rejma'nek, M. & Westbrooks, R. (1997). Introduced species: a significant component of human-caused global change. *Journal of Ecology*, 21, 1-16.

#### 4 MACRÓFITA ANFÍBIA COMO *HABITAT* TEMPORÁRIO E LOCAL DE ALIMENTAÇÃO PARA PEIXES ASSOCIADOS

##### RESUMO

No período de cheia, plantas que colonizam *habitat* úmidos podem se tornar temporariamente submersas, formando um novo *habitat* para peixes de pequeno porte. Neste estudo, a macrófita anfíbia *Polygonum punctatum* Elliot foi avaliada como *habitat* temporário de forrageamento para espécies de peixes de pequeno porte durante o período de cheia. Especificamente, verificou-se possíveis diferenças nos atributos da comunidade de peixes e na composição e na variabilidade da dieta de duas espécies de peixes congênicas associadas à *P. punctatum*, *habitat* formado no período de cheia, e à macrófita aquática *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth, *habitat* permanente para os peixes. Os peixes foram amostrados no período de cheia em uma lagoa da planície de inundação do alto rio Paraná (22°44'50.76"S; 53°15'11.16"W), em bancos dominados por *P. punctatum* e por *E. azurea*. Todos os peixes capturados foram identificados, medidos, eviscerados e os estômagos das duas espécies armazenados para a análise da dieta. Os dados abióticos não mostraram diferenças entre as duas plantas, ao contrário da biomassa delas. O tipo de planta não afetou a riqueza, abundância ou diversidade de peixes capturados, mas afetou a composição da comunidade de peixes. Diferenças na composição da dieta dos peixes só foram verificadas para uma das duas espécies, enquanto a variabilidade da dieta das duas espécies de peixes foi similar nos bancos das duas plantas. As informações sobre a comunidade e a alimentação de peixes obtidas neste estudo indicaram que *P. punctatum* propicia recursos comparáveis aos fornecidos pela macrófita aquática *E. azurea*, agregando *habitat* disponível para a comunidade aquática durante o período de cheia.

**Palavras-chave:** *Polygonum punctatum*. Cheia. Dieta. Planície de inundação. *Moenkhausia bonita*. *Moenkhausia forestii*.

## AMPHIBIAN MACROPHYTE AS *HABITAT* AND TEMPORARY FEEDING SITE FOR SMALL SIZED FISH

### ABSTRACT

In the flood period, with rising water levels, plants that colonize wet *habitats* may become temporarily submerged forming a new *habitat* for small sized fish. In this study, the amphibian macrophyte *Polygonum punctatum* Elliot was evaluated as a temporary foraging *habitat* for small sized fish species during the flood period. Specifically, it was verified if there is a difference between the fish community and the composition and diet variability of two congeneric species associated with *P. punctatum*, flood-formed *habitat*, and the aquatic macrophyte *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth), *habitat* less affected by the flood. The fish were sampled in January and February of 2015 (flood period) in a lagoon of the Upper Paraná River floodplain (22°44'50.76"S; 53°15'11.16"W), in stands dominated by *P. punctatum* and *E. azurea*. All captured fish were identified, measured, gutted and the stomachs of the two species stored for diet analysis. The abiotic data did not show differences between the two plants, unlike their biomass. The type of plant did not affect the richness, abundance or diversity of fish caught, but affected the composition of the fish community. Differences in the diet composition of the fish were only verified for one of the two species, while the dietary variability of the two fish species was similar in the stands of the two plants. Information obtained by this study on the community and fish feeding activity indicates that the species of the amphibian plant *P. punctatum* provides resources comparable to those provided by the non-amphibian *E. azurea*, adding available *habitat* for the aquatic community during high water.

**Keywords:** *Polygonum punctatum*. Wet period. Diet. Floodplain. *Moenkhausia bonita*. *Moenkhausia forestii*.

## 4.1 INTRODUÇÃO

Macrófitas aquáticas são importantes componentes das planícies de inundação conferindo a estes ambientes elevada complexidade estrutural, o que incrementa a heterogeneidade de *habitat*, influenciando na estruturação das comunidades aquáticas (Dibble et al., 1996; Thomaz et al., 2008; Neif et al., 2009; Gomes et al., 2012). Para a ictiofauna que habita a região litorânea de ecossistemas aquáticos, particularmente espécies de pequeno porte e juvenis de espécies de grande porte, as macrófitas representam importantes locais de refúgio contra predadores e área de alimentação (Casatti et al., 2003; Neif et al., 2009; Avendaño & Ramirez, 2017; Grzybkowska et al., 2017; Dias et al., 2017).

Na planície de inundação do alto rio Paraná, vários estudos demonstraram que os *habitat* disponibilizados por bancos de macrófitas aquáticas são colonizados por elevada diversidade e densidade de peixes (Agostinho et al., 2007; Cantanhêde, 2010; Dibble & Pelicice, 2010; Cunha et al., 2011), e que estes *habitat* fornecem recursos alimentares para um grande número de espécies (Carniatto et al., 2012; 2014; Prado et al., 2016). Associados às partes submersas destas plantas estão uma grande diversidade e abundância de algas e invertebrados (Melo et al., 2002; Rodrigues & Bicudo, 2004; Thomaz et al., 2008; Mormul et al., 2010), que são os principais itens alimentares para peixes de pequeno porte (Cantanhêde, 2010; Carniatto et al., 2012, 2014; Prado et al., 2016).

As macrófitas aquáticas representam *abiatat* disponível para peixes durante todo o ciclo hidrológico (Cantanhêde, 2010; Carniatto et al., 2012; Dibble & Pelicice, 2010; Cunha et al., 2011; Gomes et al., 2012), onde muitas espécies de peixes de pequeno porte são residentes (Pelicice et al., 2005). Porém, em ambientes sujeitos a variação do nível da água, como é o caso das planícies de inundação, os pulsos alteram as características físicas e químicas da água e influenciam significativamente a dinâmica, diversidade e produtividade desses ambientes (Thomaz et al., 2007; Junk et al., 2014). No período de seca, os ambientes aquáticos apresentam redução na área, no volume de água e na profundidade, enquanto na cheia uma área terrestre considerável é alagada e ocorre dispersão das espécies alterando as assembleias de peixes que colonizam áreas litorâneas (Gomes et al., 2012). Nesse período, quando se espera um relaxamento nas interações tróficas (Quirino et al., 2017), pode ocorrer um aumento do nicho trófico dos peixes, fato associado à elevada disponibilidade de recursos de origem terrestre (Goulding et al., 1989; Walker et al., 2013) e à formação periódica de novos *habitat* (Junk et al., 1989). A inundação influencia, também, o crescimento, a

distribuição e a composição de macrófitas aquáticas (Bornette et al., 2001; Ward & Tockner, 2001; Van Geest et al., 2005; Maltchik et al., 2007; Santos & Thomaz, 2007; Padial et al., 2009), como é o caso das plantas anfíbias que colonizam áreas úmidas, porém são temporariamente submersas e podem representar *habitat* novo e temporário para os peixes.

Na planície de inundação do alto rio Paraná foram registradas 118 espécies de macrófitas aquáticas de vários morfotipos, entre as quais, *Polygonum punctatum* Elliot (Polygonaceae) (Thomaz et al., 2008), uma espécie anfíbia emergente (Bertuzzi, 2013) coloniza áreas de transição entre o ambiente aquático-terrestre (Sánchez & Garcia, 2005; Hernández et al., 2009), e foi objeto deste estudo. Apesar da importância dos novos ambientes que essas macrófitas formam no período de cheia, informações sobre pequenos peixes que podem colonizar este novo *habitat* e utilizá-los como locais de forrageamento não estão disponíveis.

Este estudo representa a primeira investigação do papel de uma planta anfíbia, que ocupa temporariamente o ambiente aquático, na distribuição e dieta de peixes de pequeno porte, que normalmente colonizam plantas aquáticas como *habitat* permanentes. Dentre o *habitat* permanente, temos as regiões colonizadas por *E. azurea*, que é uma espécie de macrófita enraizada, com caules flutuantes e folhas emergentes. Essa macrófita é reconhecidamente um *habitat* que sustenta elevada diversidade e abundância de peixes (Dibble & Pelecice, 2010; Carniatto et al., 2012), e fornece alimento, como algas e invertebrados (Rodrigues & Bicudo, 2001; Poi de Neiff, 2003; Thomaz et al., 2008; Prado et al., 2016), para esses vertebrados que vivem a elas associadas, enquanto para a espécie anfíbia estas informações são raras.

A comunidade perifítica associada a *P. punctatum* foi avaliada em um reservatório subtropical, e os resultados indicaram que a maior biomassa foi encontrada no período de chuvas (Taniwaki et al., 2013). Em um ambiente úmido da Colômbia, onde foi avaliada a fauna de artrópodes em cinco espécies de macrófitas, entre elas *P. punctatum*, Diptera e Heteroptera atingiram as maiores biomassas (Sánchez & García, 2005). Um estudo, conduzido experimentalmente em uma lagoa, comparou a sucessão de diferentes grupos de invertebrados durante o processo de decomposição da congênera *Polygonum ferrugineum* e de *Eichhornia azurea*, e mostrou que a primeira espécie sustentou maior densidade de invertebrados, representados principalmente por larvas de quironomídeos, seguidos por anelídeos (Mormul et al., 2006). Além disso, estes autores ainda demonstraram que o processo de colonização por invertebrados foi mais rápido em *P. ferrugineum* do que na *E. azurea*. Os resultados destes estudos indicam que *P. punctatum* representa um *habitat*

potencial como local de alimentação para peixes de pequeno porte em ambientes aquáticos sujeitos a variação sazonal do nível de água.

Os ressacos são ambientes formados por barras laterais com formato alongado, dispostos junto às margens do canal principal do rio (Souza Filho & Stevaux, 2004). O ressaco do Pau Véio (22°44'50.76"S; 53°15'11.16"W), local onde foram feitas as amostragens desse estudo, apresenta 1.146,4m de comprimento, 0,03ha de área e profundidade média de 1,8m. Esse ambiente apresenta heterogeneidade de *habitat*, considerando a elevada variedade de macrófitas aquáticas que o colonizam, destacando-se *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth, *Polygonum punctatum* Elliott, *Pontederia cordata* L., *Hymenachne amplexicaulis* (Rudge) Nees, *Oxycaryum cubense* Peopp. & Kunth, *Egeria najas* Planchon e *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle, com predomínio da primeira.

Assim, considerando que a macrófita anfíbia *P. punctatum* pode representar um novo e *habitat* temporário em lagoas de planície de inundação no período de cheia, duas questões foram formuladas: i) peixes de pequeno porte colonizam o novo *habitat* formado pela macrófita *P. punctatum*? ii) o novo *habitat* formado por *P. punctatum* é local favorável de alimentação para peixes? Para responder estas questões, foram realizadas amostragens de peixes dentro de bancos de macrófitas dominados por *P. punctatum* (*habitat* temporário), e dentro de bancos dominados por *E. azurea* (*habitat* permanente). As respostas dessas questões serão consideradas positivas se a riqueza de espécies, a diversidade de espécies, a abundância dos peixes e a composição da dieta dos peixes forem similares entre o *habitat* temporário e o permanente.

## 4.2 METODOLOGIA

Os peixes foram amostrados nos dias 14 e 15 de janeiro e 19 e 20 de fevereiro de 2015, período de cheia, caracterizado na planície quando o nível do rio Paraná ultrapassa 3,5m, em dois diferentes *habitat*: (a) *habitat permanente* – representado por bancos de macrófitas aquáticas dominados por *Eichhornia azurea*, que é uma das macrófitas mais freqüentes que coloniza o ressaco durante todo o ano; (b) *habitat temporário* – representado por bancos de macrófitas dominados por *Polygonum punctatum*, que no período de águas altas ocupa o ambiente aquático. Os peixes foram amostrados com armadilhas quadradas de acrílico transparente (tipo *minnow trap*- ver detalhes em Dibble & Pelicice, 2010), colocadas dentro

de bancos de *E. azurea* e *P. punctatum*. Cada unidade amostral consistiu em uma armadilha dentro dos bancos das plantas (10 em *E. azurea* e 10 em *P. punctatum*- totalizando 20 unidades amostrais). As armadilhas foram colocadas simultaneamente às 19:00 horas e permaneceram nos bancos por 24 horas, sendo inspecionadas para coleta dos peixes às 8:00, 13:00 e às 19:00 horas. Todos os peixes capturados foram anestesiados com eugenol, fixados em formalina, identificados, contados, medidos (CP) e pesados, e seus estômagos retirados para análise.

Em cada unidade amostral foi coletada a biomassa das macrófitas, usando um quadrado de  $0,5 \times 0,5$  m, e todo material vegetal contido até uma profundidade de 0,3 m foi removido. As plantas foram separadas por espécie, lavadas e secas até peso constante (PS) em estufa a  $60^\circ\text{C}$ . Medidas de temperatura da água ( $^\circ\text{C}$ ), pH e oxigênio dissolvido (mg/L) (obtidas com medidores digitais YSI) foram tomadas próximo a cada armadilha, na sub-superfície da coluna de água, assim como a profundidade (m). Com o objetivo de verificar se os dois *habitat* apresentam características físicas e químicas semelhantes, os valores de biomassa das macrófitas (expressos em gramas de peso seco – GPS/m<sup>3</sup>), temperatura, oxigênio dissolvido e profundidade entre os dois *habitats* (bancos de *E. azurea* e bancos de *P. punctatum*) foram analisados por meio do teste de Mann-Whitney (os pressupostos de normalidade e homogeneidade não foram atingidos), sendo as armadilhas utilizadas como réplicas.

Os atributos da comunidade de peixes avaliados foram abundância, expressa como número de indivíduos por armadilha dia<sup>-1</sup>, riqueza de espécies (S), medida como número de espécies por armadilha dia<sup>-1</sup>, e diversidade, estimada pelo índice de diversidade de Shannon-Wiener (H'), medida que integra a riqueza e a uniformidade das espécies. Para evitar vieses na comparação da riqueza de espécies entre as plantas, as amostras foram rarefeitas com 10.000 randomizações (Gotelli & Graves, 1996). As diferenças na riqueza de espécies de peixes de toda a assembleia que habitava *E. azurea* e *P. punctatum* foram comparadas pelas curvas de acumulação redimensionadas por indivíduos, com 10.000 randomizações (Gotelli & Colwell, 2001). As diferenças da abundância e a diversidade de espécies da comunidade foram analisados pelo teste Mann-Whitney (os pressupostos de normalidade e homogeneidade não foram atingidos). Diferenças na composição da assembleia de peixes entre *E. azurea* e *P. punctatum*, foram testadas por meio de Análise de Variância Permutacional Multivariada (PERMANOVA; Anderson, 2001) sobre uma matriz de dados de presença e ausência de espécies. Foi utilizada a distância de Jaccard como medida de dissimilaridade e 9999 permutações para avaliar a significância do pseudo-*F* derivado da PERMANOVA.

A composição da dieta foi avaliada para duas espécies, *Moenkhausia bonita* Benine, Castro & Sabino, 2004 (Characiformes: Characidae) e *Moenkhausia forestii* Benine, Mariguela & Oliveira, 2009 (Characiformes: Characidae). Os conteúdos estomacais foram analisados sob microscópio estereoscópico e óptico, sendo os itens alimentares identificados ao menor nível taxonômico possível, usando chaves taxonômicas específicas. Os conteúdos foram quantificados obtendo-se o volume dos itens, registrado por uma placa milimetrada, onde foi obtido em mm<sup>3</sup>, e posteriormente transformado em mililitros (Hellawel & Abel, 1971). Com o objetivo de verificar se a composição da dieta dos peixes difere entre os dois *habitat* (bancos de *E. azurea* e *P. punctatum*), foi aplicada a PERMANOVA, sendo usada matriz de dados de volume de itens alimentares por estômago analisado. Já a variabilidade interindividual na dieta dos peixes, quando associados às duas plantas, foi avaliada pela distância média do centróide proveniente da PERMDISP, que permite verificar diferenças na amplitude da dieta mensurando a dispersão espacial da dieta das populações (Correa & Winemiller, 2014), se a dieta dos peixes é mais homogênea (menor variação) quando associada à *E. azurea* ou à *P. punctatum*, e se essa variação difere entre elas. Para cada população foi analisada a distância média das amostras (indivíduos) em relação ao centróide do grupo (população). Se uma população tem uma distância média significativamente maior, então as dietas dos indivíduos são mais desiguais e, portanto, esta população apresenta uma dieta mais ampla em um *habitat* do que em outro. Para as análises foi utilizada a dissimilaridade de Bray-Curtis como medida de distância, com 9999 permutações aleatórias. Todas as análises estatísticas foram conduzidas no *R Programming Environment* usando o pacote *Vegan* (*The R Project for Statistical Computing*, <http://www.r-project.org/>).

#### 4.3 RESULTADOS

Apesar de ambas as plantas colonizarem áreas rasas, os bancos de *P. punctatum* ocorreram mais próximos à margem, em locais mais rasos, com profundidades variando de 25 a 100cm, enquanto os de *E. azurea* ocorreram em locais mais profundos, variando de 60 a 200cm de profundidade. A temperatura da água variou de 30,3 a 31,3°C, o pH de 8,37 a 12,85 e o oxigênio dissolvido de 1,3 a 2,8mg.L<sup>-1</sup>. Nenhuma dessas características físicas e químicas diferiu significativamente entre as espécies ( $U_{(10,10)} = 4,0; p = 0,07$ ,  $U_{(10,10)} = 5,0; p = 0,43$  e  $U_{(10,10)} = 9,0; p = 0,62$ , respectivamente), portanto, ambas representaram *habitat* similares, considerando as condições ambientais nos bancos das duas plantas. Contudo, a

estrutura física fornecida pelas plantas se mostrou significativamente diferente ( $U_{(10,10)} = 21,0$ ;  $p = 0,02$ ), sendo a maior biomassa registrada para *E. azurea* (Fig. 1a).

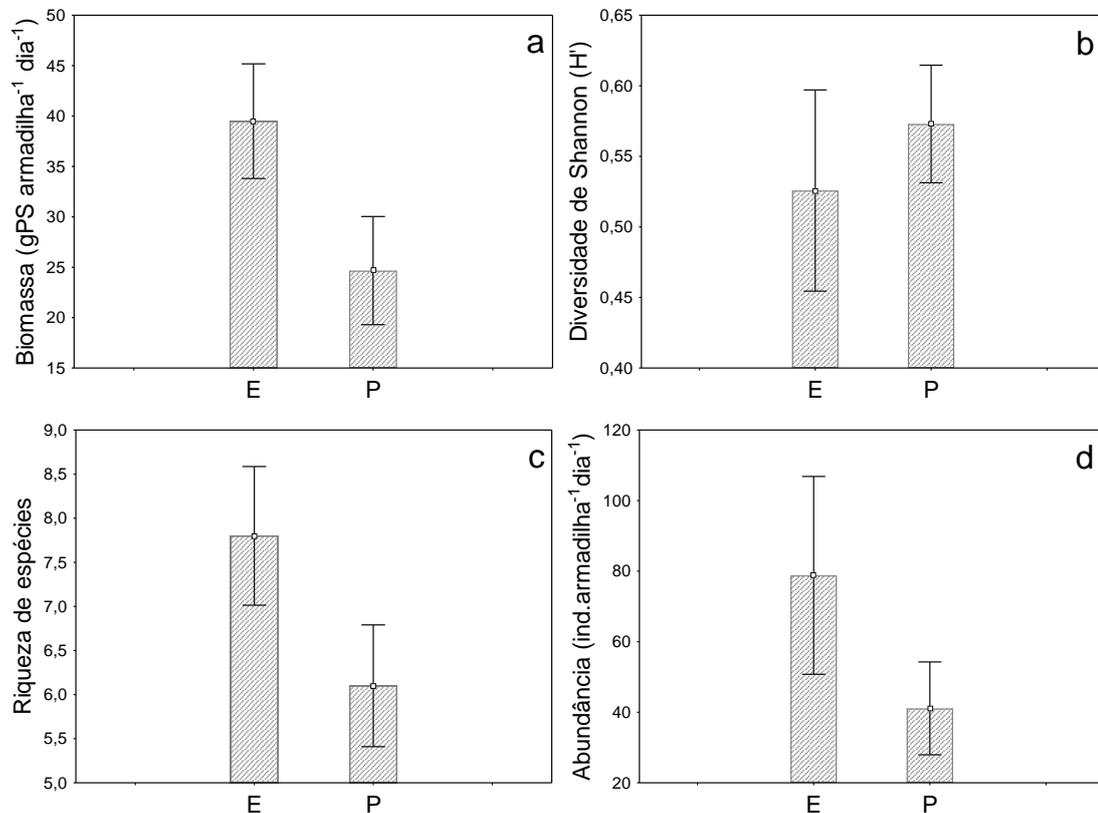


Fig. 1. Valores médios ( $\pm$  desvio padrão) da biomassa das macrófitas (a); diversidade de peixes (b); riqueza de espécies (c) e abundância de peixes (d) associados à macrófita aquática *Eichhornia azurea* (E) e a macrófita anfíbia *Polygonum punctatum* (P).

Foram capturados 1.198 peixes pertencentes a 26 espécies: 787 indivíduos (23 espécies) em *E. azurea* e 411 indivíduos (16 espécies) em *P. punctatum*. Characidae predominou com 573 indivíduos (13 espécies) (Tabela 1). Dez espécies ocorreram somente em *E. azurea* (*Astyanax bockmanni*, *Aphyocharax* sp., *Hoplias mbigua*, *Hoplias* sp., *Astronotus crassipinis*, *Apistogramma commbrae*, *Pyrrhulina australis*, *Cichla piquiti*, *Cichlasoma paranaense* e *Hypostomus* spp.) e três espécies somente em *P. punctatum* (*Hemigrammus ora*, *Moenkhausia intermedia* e *Steindachnerina brevipinna*) (Tabela 1). Contudo, com exceção de *P. australis*, todas as espécies exclusivas a uma das macrófitas foram capturadas em baixa abundância (< cinco indivíduos). Foram capturados 466 indivíduos de *Cichla kelberi* em bancos de *E. azurea*, e esse resultado refletiu nos valores muito maiores de número de indivíduos nos bancos dessa macrófita. Contudo, esse foi um caso atípico, já que os

indivíduos capturados eram juvenis, indicando que foi capturada uma ninhada, considerando que esta espécie tem por hábito cuidado parental.

Para a riqueza rarefeita, houve diferença significativa entre as espécies de plantas ( $U_{(10,10)} = 23,0$ ;  $p = 0,04$ ), sendo maior nos bancos de *E. azurea* (Fig. 1c), assim como para a composição das espécies ( $F_{(1,18)} = 2,92$ ;  $p = 0,002$ ). A diversidade de Shannon e a abundância dos peixes coletados não mostraram diferença significativa entre as macrófitas ( $U_{(10,10)} = 39,0$ ;  $p = 0,4$  e  $U_{(10,10)} = 36,0$ ;  $p = 0,28$ , respectivamente) (Figs. 1b e d).

Tabela 1. Abundância total de peixes associados à macrófita aquática *Eichhornia azurea* (E) e a macrófita anfíbia *Polygonum punctatum* (P). CP = variação do comprimento padrão (mm).

<b>Espécies de peixes</b>	<b>E</b>	<b>CP</b>	<b>P</b>	<b>CP</b>
<b>CHARACIFORMES</b>				
ACESTRORHYNCHIDAE				
<i>Acestrorhynchus lacustris</i> (Lütken, 1875)	3	43,7 - 60,7	2	38,2 - 59,2
CHARACIDAE				
<i>Astyanax bockmanni</i> Vari & Castro, 2007	1	28,9		
<i>Aphyocharax</i> sp.	1	28,1		
<i>Hyphessobrycon eques</i> (Steindachner, 1882)	9	24,1 - 31,6	2	26,3 - 30,3
<i>Hemigrammus ora</i> Zarske, Le Bail & Géry, 2006			2	33,5 - 35,0
<i>Moenkhausia australe</i> Eigenmann, 1908	1	38,6	2	36,0 - 38,6
<i>Moenkhausia bonita</i> Benine, Castro & Sabino, 2004	28	20,3 - 34,0	121	17,6 - 57,5
<i>Moenkhausia forestii</i> Benine, Mariguela & Oliveira, 2009	25	20,4 - 41,9	7	20,2 - 34,0
<i>Moenkhausia intermedia</i> Eigenmann, 1908			1	60,1
<i>Psellogrammus kennedyi</i> (Eigenmann, 1903)	26	26,2 - 44,5	27	28,9 - 46,1
<i>Roeboides descalvadensis</i> Fowler, 1932	16	28,7 - 59,1	123	22,0 - 55,7
<i>Serrapinnus calliurus</i> (Boulenger, 1900)	5	17,5 - 22,8	3	18,0 - 25,2
<i>Serrapinnus heterodon</i> (Eigenmann, 1915)	20	24,6 - 40,8	22	22,5 - 41,3
<i>Serrapinnus notomelas</i> (Eigenmann, 1915)	43	21,9 - 32,1	88	20,1 - 32,0
CURIMATIDAE				
<i>Steindachnerina brevipinna</i> (Eigenmann & Eigenmann, 1889)			2	28,4 - 28,7
ERYTHRINIDAE				
<i>Hoplias mbigua</i> Azpelicueta, Benítez, Aichino & Mendez, 2015	1	68,3		
<i>Hoplias</i> sp.	1	42,1		
LEBIASINIDAE				
<i>Pyrrhulina australis</i> Eigenmann & Kennedy, 1903	126	14,6 - 37,3		
SERRASALMIDAE				
<i>Serrasalmus marginatus</i> Valenciennes, 1837	1	30,1	2	29,9 - 33,5
<b>CYPRINODONTIFORMES</b>				
POECILIIDAE				
<i>Pamphorichthys</i> sp.	4	15,3 - 22,3	3	13,0 - 15,6
<b>PERCIFORMES</b>				
CICHLIDAE				
<i>Astronotus crassipinis</i> (Heckel, 1840)	2	34,8 - 39,5		
<i>Apistogramma commbrae</i> (Regan, 1906)	2	19,7 - 35,8		
<i>Cichla kelberi</i> Kullander & Ferreira, 2006	466	10,1 - 42,2	4	36,9 - 85,8
<i>Cichla piquiti</i> Kullander & Ferreira, 2006	1	37,8		
<i>Cichlasoma paranaense</i> Kullander, 1983	5	16,7 - 36,2		
<b>SILURIFORMES</b>				
LORICARIIDAE				
<i>Hypostomus</i> spp.	1	11,6		
<b>Total</b>	<b>787</b>		<b>411</b>	

As curvas de acumulação mostram que a riqueza de peixes de toda a assembleia diferiu entre as espécies de macrófitas quando contabilizaram a abundância, conforme indicado pela falta de sobreposição entre as curvas (Fig. 2). Além disso, a riqueza não atingiu uma assíntota para qualquer espécie de planta, indicando que, tanto para *E. azurea* como para a *P. punctatum*, mais espécies poderiam ser capturadas com o aumento do esforço de amostragem.

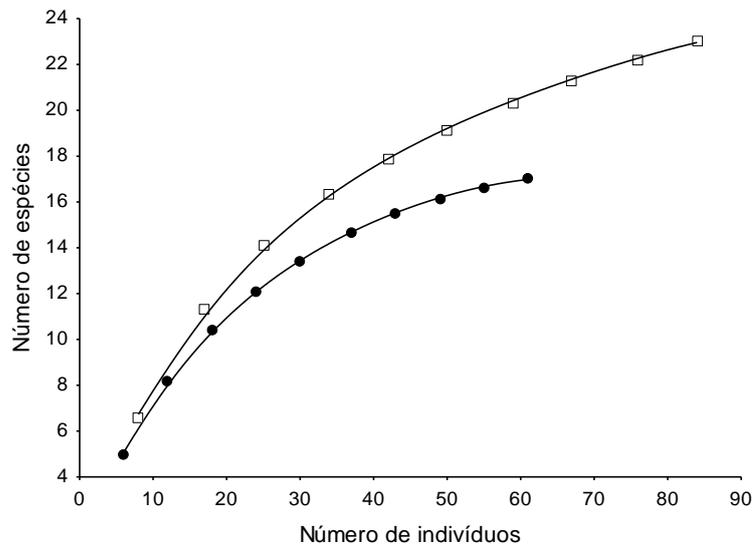


Fig. 2. Curva de acumulação de espécies para as comunidades de peixes em bancos da macrófita aquática *Eichhornia azurea* (quadrados vazados) e da macrófita anfíbia *Polygonum punctatum* (círculos pretos).

Foram analisados 23 e 30 estômagos de *M. bonita* e 17 e 7 de *M. forestti* nos bancos de *E. azurea* e *P. punctatum*, respectivamente. As duas espécies mostraram preferência por itens aquáticos, principalmente Hemiptera e pupa de Diptera (Fig. 3). A dieta de *M. bonita* não diferiu significativamente entre *E. azurea* e *P. punctatum* ( $F_{1,44} = 0,91$ ,  $p = 0,48$ ), sendo que em ambas as plantas os peixes consumiram predominantemente Hemiptera aquático (*E. azurea* = 29,5% da dieta; *P. punctatum* = 31,8% da dieta), seguido de pupa de Diptera (*E. azurea* = 20,8%; *P. punctatum* = 15,1%) (Fig. 3a). Hymenoptera e larva de Coleoptera foram também itens importantes na dieta de *M. bonita* nas duas plantas, enquanto larva de Chironomidae foi importante em *P. punctatum* (Fig. 3a). Contudo, a dieta de *M. forestti* variou significativamente entre as plantas ( $F_{1,12} = 3,86$ ,  $p = 0,01$ ). Quando associada a *E. azurea*, a espécie se alimentou predominantemente de pupa de Diptera (30,6% da dieta), enquanto que Hemiptera aquático (43,5% da dieta) foi o item mais consumido quando a espécie esteve associada a *P. punctatum*, seguido por Hymenoptera (24,5%) (Fig. 3b). Quanto à variabilidade da dieta entre os indivíduos, quando associados aos dois tipos de macrófitas

(Fig. 4), não houve diferença significativa para *M. bonita* ( $F_{(1,51)}=0,58$ ;  $p = 0,85$ ) e para *M. forestti* ( $F_{(1,12)}=0,31$ ;  $p = 0,58$ ).

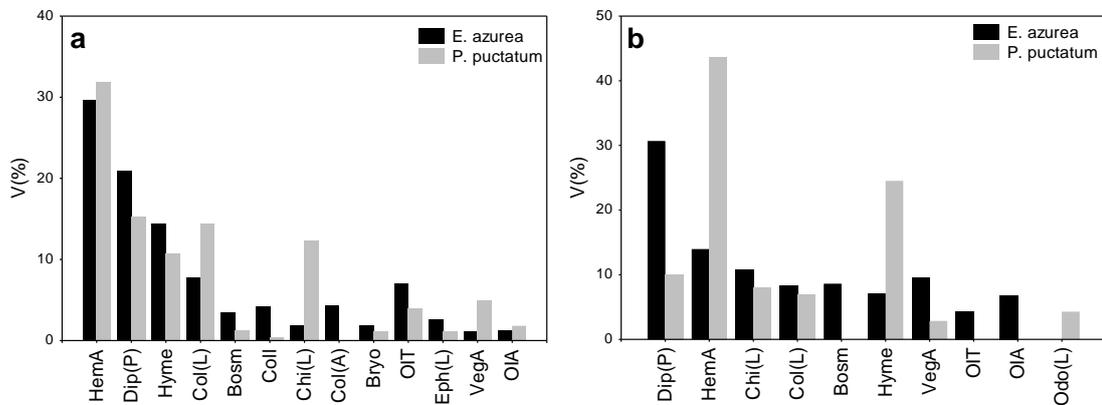


Fig. 3. Volume (%) dos itens alimentares na dieta de *M. bonita* (a) e *M. forestti* (b) quando associadas à macrófita aquática *Eichhornia azurea* e à anfíbia *Polygonum punctatum* na planície de inundação do alto rio Paraná, Paraná, Brasil. Bosm= Bosminidae, Bryo= Bryozoa, Chi= Chironomidae, Col= Coleoptera, Coll= Collembola, Dip= Diptera, Eph= Ephemeroptera, HemA= Hemiptera aquático, Hyme= Hymenoptera, Odo= Odonata, OIA= outros invertebrados aquáticos (Acarina, Ceratopogonidae (larva), Chaoboridae (larva), Chydoridae, Coleoptera aquático, Copepoda, Daphniidae, Ephemeroptera (larva), Ostracoda), OIT= outros invertebrados terrestres (Aranae, Diptera (adulto), Hemiptera terrestre, Homoptera, Lepidoptera, Odonata (larva), Orthoptera), VegA= vegetal aquático, (L)= larva, (P)= pupa, (A)= adulto.

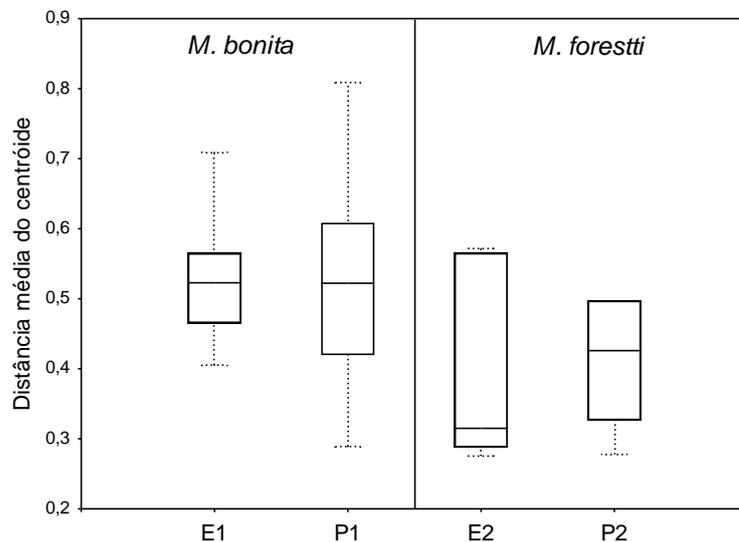


Fig. 4. Quantis da distância dos estômagos dos peixes à média do grupo obtidos pela PERMDISP. Valores para peixes associados à macrófita aquática *Eichhornia azurea* (E) e a macrófita anfíbia *Polygonum punctatum* (P) na planície de inundação do alto rio Paraná, Paraná, Brasil.

#### 4.4 DISCUSSÃO

A arquitetura das plantas tem sido considerada uma das variáveis mais importantes para explicar padrões de diversidade e composição da ictiofauna associada a estas (Dibble et al., 1996; Petry et al., 2010; Dibble & Pelicice, 2010); além disso, as macrófitas podem alterar as características ambientais, como pH, oxigênio dissolvido e temperatura do ambiente em seu entorno, influenciando indiretamente o uso do *habitat* pelos peixes (Miranda et al., 2000). Ambas as plantas aqui estudadas são emergentes, o que significa que, quando a espécie anfíbia está no ambiente aquático, elas ocupam o mesmo estrato da coluna de água, sugerindo que elas sejam percebidas temporariamente de forma similar pelos peixes (Dibble et al., 1996; Cunha et al., 2011). Além disso, os resultados mostraram que os valores de temperatura da água e o oxigênio dissolvido não variaram significativamente entre os *habitat*, porém, a estrutura física variou entre *E. azurea* e *P. punctatum*, sendo que *E. azurea* proporcionou maior biomassa comparada à macrófita anfíbia.

Apesar da maior complexidade de *E. azurea*, inferida aqui com base na biomassa das plantas (Agostinho et al., 2007), a abundância de peixes de pequeno porte não diferiu entre as macrófitas, indicando que *P. punctatum*, embora represente um *habitat* temporário, sustenta uma quantidade de peixes comparável ao que *E. azurea* comporta. Dibble & Pelicice (2010) avaliaram macrófitas com diferentes complexidades físicas, e mostraram que a abundância de peixes foi maior na planta com maior complexidade, sendo este resultado justificado pela maior disponibilidade de alimento e refúgio no *habitat* mais complexo. Embora sem diferença significativa, no *habitat* permanente (*E. azurea*) foi capturada quantidade muito maior de peixes, resultado da elevada captura de indivíduos juvenis de tucunaré (*Cichla kelberi* – comprimento variando entre 10,1 a 33,2), que ocorreu em uma armadilha apenas. Este resultado é explicado pelo fato de espécies de ciclídeos terem cuidado parental (Lopes et al., 2015), sendo que os indivíduos permanecem unidos por um período, o que fez com que fossem capturados em grande quantidade em uma armadilha. Se estes indivíduos fossem excuídos da análise, a abundância dos peixes entres os *habitat* seria ainda mais similar, indicando que durante a cheia, as inundações aumentam a disponibilidade de *habitat* e os peixes exploram essas áreas inundadas em busca de alimento e refúgio (Gomes & Agostinho, 1997, Agostinho et al., 2004, Dibble & Pelicice, 2010).

Ao contrário da abundância, o tipo de planta afetou a riqueza e a composição de espécies que foi maior no *habitat* permanente (*E. azurea*), onde foram registradas dez espécies exclusivas. Embora a temperatura, o pH e o oxigênio dissolvido tenham sido

similares entre os *habitat*, sugerindo condições semelhantes para o uso do *habitat* pelas espécies, outras características podem ter restringido o uso do *habitat* temporário (*P. punctatum*) por algumas espécies. Por exemplo, das cinco espécies de ciclídeos registradas nas capturas, quatro ocorreram exclusivamente em *E. azurea*, sendo que apenas quatro indivíduos de *C. kelberi*, a espécie mais capturada, foram capturados em *P. punctatum*. Assim, provavelmente características das plantas podem ter sido responsáveis por estas diferenças, como por exemplo, variação na estrutura espacial dos *microhabitat* disponibilizados em cada planta (Dibble & Pelicice, 2010). Ressalta-se, entretanto, que com aumento do esforço amostral, provavelmente outras espécies seriam adicionadas em ambos os *habitat*, tendo em vista que em nenhum dos dois foi atingida a assíntota na curva de riqueza.

Apesar da maior riqueza de espécies encontrada em *E. azurea*, a diversidade foi similar nas duas macrófitas, demonstrando que a planta anfíbia proporcionou local favorável para os peixes. Portanto, no período de cheia, *P. punctatum* coloniza *habitat* que podem ser restritos as macrófitas aquáticas durante o período de seca, fornecendo área extra para exploração dos peixes, com adição de estrutura física. O aumento de áreas para forrageamento dos peixes no período de cheia, com manchas multi-específicas de macrófitas, leva a um aumento na disponibilidade de novos nichos tróficos que podem ser explorados temporariamente por peixes (Hahn & Fugi, 2007) e, conseqüentemente, a um relaxamento nas interações tróficas (Quirino et al., 2017), permitindo a manutenção da diversidade de peixes de pequeno porte (Dibble & Pelicice, 2010). Assim, mesmo que a composição de espécies de peixes de pequeno porte tenha sido diferente entre o *habitat* permanente e o temporário, com menos espécies usando a planta anfíbia, a diversidade da comunidade de peixes se manteve, sugerindo que *P. punctatum* pode sustentar a comunidade local de peixes de maneira similar a uma macrófita que está disponível tanto no período de seca quanto no de cheia.

Quanto à dieta dos peixes, *M. bonita* não mostrou diferença na sua alimentação nas duas plantas, consumindo Hemiptera seguido de pupa de Diptera em ambas, indicando que a espécie anfíbia é um local de forrageamento favorável para esta espécie. Resultados semelhantes, com relação aos tipos de recursos consumidos por esta espécie, têm sido observados em outros trabalhos conduzidos em planícies (Carniatto et al., 2014; 2017). Já os principais itens na dieta de *M. forestti* variaram conforme o *habitat* que elas ocuparam, sendo que pupa de Diptera foi o recurso mais usado quando a espécie esteve associada à *E. azurea*, e Hemiptera e Hymenoptera à *P. punctatum*. Embora dados que quantifiquem os invertebrados associados à macrófita anfíbia na área estudada não sejam conhecidos, em áreas úmidas da Colômbia, Diptera e Heteroptera (subordem da ordem Hemiptera) atingiram as maiores

biomassas entre os artrópodes que colonizaram *P. punctatum* (Sánchez & García, 2005), sugerindo que estes organismos também possam ser disponíveis nesta planta na planície aqui estudada. Embora a dieta de *M. forestii* tenha variado entre as plantas, os recursos mais consumidos na planta anfíbia, Hemiptera e Hymenoptera, também foram registrados em outros estudos como importantes itens na dieta desta espécie, particularmente do período de cheia (Quirino et al., 2015; 2017). Estes resultados permitem sugerir que a despeito da variação da dieta de *M. forestii* entre os *habitat*, o fato de que os principais recursos consumidos na macrófita anfíbia são usuais na dieta da espécie, e que Hemiptera pode estar entre os invertebrados mais abundantes nesta macrófita, permite inferir que o *habitat* temporário pode ser favorável também para esta espécie. O fato de *M. bonita* ter consumido predominantemente Hemiptera em ambas as plantas, reforça a hipótese de que este invertebrado é abundante nas duas macrófitas.

Considerando o menor tempo que *P. punctatum* ocupa o ambiente aquático, poderia se esperar que a colonização por invertebrados fosse menor em relação às plantas aquáticas, o que poderia tornar este *habitat* menos favorável como local de alimentação. Porém, um estudo conduzido experimentalmente em uma lagoa desta planície comparou a sucessão de diferentes grupos de invertebrados durante o processo de decomposição da congênera *Polygonum ferrugineum* e da *Eichhornia azurea* e mostrou que o processo de colonização por invertebrados foi mais rápido em *P. ferrugineum*, provavelmente devido a algum composto químico na folha de *E. azurea* que dificulta a sua exploração nos períodos iniciais de decomposição (Mormul et al., 2006). Assim, o fato da espécie anfíbia passar menos tempo no ambiente aquático pode ser compensado pela colonização mais rápida pelos invertebrados, o que corrobora a hipótese de que este é um importante local temporário para a alimentação dos peixes.

Os resultados obtidos neste estudo, considerando os atributos da comunidade e a dieta das espécies, indicam que *P. punctatum* fornece recursos comparáveis aos fornecido pela macrófita aquática *E. azurea*. Portanto, o novo *habitat* formado pela macrófita *P. punctatum*, no período de cheia, é colonizado por peixes de pequeno porte e utilizado como local de alimentação. Estas informações reforçam a importância da dinâmica do ciclo hidrológico em sistemas rios-planície de inundação, e evidenciam o papel das cheias na alimentação de pequenos peixes, pois além de disponibilizar num primeiro momento recursos de origem terrestre que são usados diretamente como alimento (Gouding et al., 1988; Walker et al., 2013; Quirino et al., 2017), os resultados mostraram que a cheia disponibiliza novos

substratos (como a macrófita *P. punctatum*) que são colonizados por invertebrados e, assim, aumentam a oferta de recursos e fornecem locais de alimentação favoráveis aos peixes.

## REFERÊNCIAS

- Agostinho, A.A., Thomaz, S.M., Gomes, L.C., Baltar, S.L.S.M.A., 2007. Influence of the macrophytes *Eichhornia azurea* on fish assemblage of the upper Paraná River floodplain (Brazil). *Aquat. Ecol.* 41, 611-619.
- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Júlio-Jr, H.F., 2003. Relações entre macrófitas e fauna de peixes. In: Thomaz, S.M., Bini, L.M., eds. *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Maringá: eduem, 261–279.
- Anderson, M.J., 2005. PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland, 24.
- Avendaño, C.M.M., Ramírez, N.J.A., 2017. Spatial and temporal variation of fish assemblage associated with aquatic macrophyte patches in the littoral zone of the Ayapel Swamp Complex, Colombia. *Acta Limnol.Bras.*29, e3.
- Bertuzzi, T., 2013. Florística de ecossistemas aquáticos temporários na região de Pelotas, Rio Grande do Sul, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 207.
- Bornette, G., Piegay, H., Citterio, A., Amoros, C., Godreau, V., 2001. Aquatic plant diversity in four river floodplains: a comparison at two hierarchical levels. *Biodivers. Conserv.* 10, 1683–1701.
- Cantanhêde, G., 2010. Peixes de pequeno porte associados à macrófitas aquáticas em uma planície de inundação neotropical. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 67.
- Carniatto, N., Fugi, R., Cantanhêde, G., Gubiani, E.A., Hahn, N.S., 2012. Effects of flooding regime and diel cycle on diet of a small sized fish associated to macrophytes. *Acta Limnol. Bras.* 24, 363-372.
- Carniatto, N., Fugi, R., Thomaz, S.M., 2017. Highly segregated trophic niche of two congeneric fish species in Neotropical floodplain lakes. *J. Fish Biol.* 90, 1118–1125.
- Carniatto, N., Fugi, R., Thomaz, S.M., Cunha, E.R., 2014. The invasive submerged macrophyte *Hydrilla verticillata* as a foraging habitat for small-sized fish. *Nat. Conserv.* 12, 30-35.
- Casatti, L., Mendes, H. F., Ferreira, K. M., 2003. Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana reservoir, Paranapanema river, southeastern Brazil. *Braz. J. Biol.* 63, 213-222.
- Cunha, E.R., Thomaz, S.M., Evangelista, L.R., Carniato, J., Souza, C.F., Fugi, R., 2011. Small-sized fish assemblages do not differ between a native and a recently established non-indigenous macrophyte in a Neotropical ecosystem. *Nat. Conserv.* 9, 1-6.
- Dibble, E.D., Killgore, K.J., Harrel, S.L., 1996. Assessment of fish plant interactions. *Am. Fish. Soc.* 16, 357-372.

- Dibble, E.D., Pelicice, F.M., 2010. Influence of aquatic plant-specific habitat on an assemblage of small Neotropical floodplain fishes. *Ecol. Freshw. Fish* 19, 381-389.
- Fulan, J.A., Henry, R., 2006. The Odonata (Insecta) assemblage on *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth (Pontederiaceae) stands in Camargo Lake, a lateral lake on the Paranapanema River (state of São Paulo, Brazil), after an extreme inundation episode. *Acta Limnol. Bras.* 18, 423-431.
- Goulding, M., Carvalho, M.L., Ferreira, E.G., 1988. Rio Negro: Rich Life in Poor Water: Amazonian Diversity and Floodplain Ecology as Seen Through Fish Communities. The Hague: SPB Academic Publishing.
- Gomes, L.C., Bulla, C.K., Agostinho, A.A., Vasconcelos, S.P., Miranda, L.E., 2012. Fish assemblage dynamics in a Neotropical floodplain relative to aquatic macrophytes and the homogenizing effect of a flood pulse. *Hydrobiologia* 685, 97-107.
- Hahn, N.S., Fugi, R., 2007. Environmental changes, habitat modifications and feeding ecology of freshwater fish. In: Cyrino, J.E.P., Bureau, D.P., Kapoor, B.J., eds. Feeding and digestive functions of fishes. New Hampshire: Sciences Publishers, 35-65.
- Hernandez, R.J., Rangel, J.O., 2009. La vegetación del humedal de jaboque (Bogotá, D.C.). *Caldasia* 31, 355-379.
- Hyslop, E.J., 1980. Stomach contents analysis review of methods and their applications. *J. Fish Biol.* 17, 411- 429.
- Junk, W.J., Bayley, P.B., Sparks, R.E., 1989. The flood pulse concept in river–floodplain systems. In: Dodge, D.P., eds. Proceedings of the International Large River Symposium. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 110-127.
- Krebs, C.J., 1998. Ecological methodology. Menlo Park: Benjamin/Cummings, 652.
- Loureiro Crippa, V.E., Hahn, N.S., Fugi R., 2009. Food resource used by small-sized fish in macrophyte patches in ponds of the upper Paraná river floodplain. *Acta Scient.* 31, 119-125.
- Legendre, P., Legendre, L., 1998. Numerical ecology. 2 ed. Amsterdam: Elsevier Science.
- Lopes, T.M., Oliveira, F.G., Bialecki, A., Agostinho, A.A., 2015. Early development in the mouth-brooding cichlid fish *Satanoperca pappaterra* (Perciformes: Cichlidae). *Rev. Biol. Trop.* 63, 139-153.
- Maltchik, L., Rolon, A.S., Schott, P., 2007. Effects of hydrological variation on the aquatic plant community in a floodplain palustrine wetland of southern Brazil. *Limnology* 8, 23-28.
- Melo, S.M., Takeda, A.M., Monkolski, A., 2002. Seasonal dynamics of *Callibaetis willineri* (Ephemeroptera, Baetidae) associated with *Eichhornia azurea*(Pontederiaceae) in Guaraná Lake of the Upper Parana River, Brazil. *Hydrobiologia* 470, 57-62.
- Miranda, L.E., Driscoll, M.P., Allen, M.S., 2000. Transient physicochemical microhabitat facilitated fish survival in inhospitable aquatic plant stand. *Freshw. Biol.* 44, 617–628.

- Mormul, R.P., Vieira, L.A., Júnior, S.P., Monkolski, A., Santos, A.M., 2006. Sucessão de invertebrados durante o processo de decomposição de duas plantas aquáticas (*Eichhornia azurea* e *Polygonum ferrugineum*). *Acta Sci. Biol. Sci.* 28, 109-115.
- Mormul, R.P., Thomaz, S.M., Higuti, J., Martens, K., 2010. Ostracod (Crustacea) colonization of a native and a non-native macrophyte species of Hydrocharitaceae in the Upper Paraná floodplain (Brazil): an experimental evaluation. *Hydrobiologia* 644, 185-193.
- Padial, A.A., Carvalho, P., Thomaz, S.M., Boschilia, S.M., Rodrigues, R.B., Kobayashi, J.T., 2009. The role of an extreme flood disturbance on macrophyte assemblages in a Neotropical floodplain. *Aquat. Sci.* 71, 389-398.
- Pelicice, F.M., Agostinho, A.A., 2006. Feeding ecology of fishes associated with *Egeria spp.* patches in a Tropical reservoir, Brazil. *Ecol. Freshw. Fish* 15, 10-19.
- Pelicice, F.M., Agostinho, A.A., Thomaz, S.M., 2005. Fish assemblages associated with *Egeria* in a tropical reservoir: investigating the effects of plant biomass and diel period. *Acta Oecol.* 27, 9-16.
- Poi de Neiff, A., 2003. Macroinvertebrates living on *Eichhornia azurea* Kunth in the Paraguay River. *Acta Limnol. Bras.* 15, 55-63.
- Prado, A.V.R., Goulart, E., Pagotto, J.P.A., 2016. Ecomorphology and use of food resources: inter- and intraspecific relationships of fish fauna associated with macrophyte stands. *Neotrop. Ichthyol.* 14, 150-140.
- Quirino, B.A., Carniatto, N., Gaiotto, J.V., Fugi, R., 2015. Seasonal variation in the use of food resources by small fishes inhabiting the littoral zone in a Neotropical floodplain lake. *Aquat. Ecol.* 49, 431-440.
- Quirino, B.A., Carniatto, N., Guglielmetti, R., Fugi, R., 2017. Changes in diet and niche breadth of a small fish species in response to the flood pulse in a Neotropical floodplain lake. *Limnologica* 62, 126-131.
- Rodrigues, L., Bicudo, D.C., 2001. Similarity among periphyton algal communities in a lentic-lotic gradient of the upper Paraná river floodplain, Brazil. *Revta brasil. Bot.* 24, 235-248.
- Rodrigues, L., Bicudo, D.C., 2004. Periphytic algae. In: Agostinho, A.A., Rodrigues, L., Gomes, L.C., Thomaz, S.M., Miranda, L.E., eds. *Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain*. Maringá: Eduem, 125-144.
- Sanchez, N.D., Amat-Garcia, D.D., 2005. Diversidad de la fauna de artrópodos terrestres en el humedal jaboque, Bogotá-Colombia. *Caldasia* 27, 311-329.
- Santos, A.M., Thomaz, S.M., 2007. Aquatic macrophytes diversity in lagoons of a tropical floodplain: the role of connectivity and water level. *Austr. Ecol.* 32, 177-190.

Thomaz, S.M., Carvalho, P., Kobayashi, J.T., Padial, A.A., Mormul, R.P., Silveira, M.J., Sousa, W.T., Michelan, T.S., Evangelista, H.B., Ferreira, F.A., 2008. Macrófitas aquáticas da planície de inundação do alto rio Paraná. In: Anais do III Workshop. Site 6 – A planície alagável do rio Paraná: estrutura e processos ambientais. Maringá: UEM; Nupélia. p. 14-15.

Thomaz, S.M., Bini, L.M., Bozelli, R.L., 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579, 1-13.

Thomaz, S.M., Dibble, E.D., Evangelista, L.R., Higuti, J., Bini, L.M., 2008. Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshw. Biol.* 53, 358-367.

Van Geest, G.J., Wolters, H., Roozen, F.C.J.M., Coops, H., Roijackers, R.M.M., Buijse, A.D., Scheffer, M., 2005. Water-level fluctuations affect macrophyte richness in floodplain lakes. *Hydrobiologia* 539, 239–248.

Walker, R.H., Kluender, E.R., Inebnit, T.E., Adams, R., 2013. Differences in diet and feeding ecology of similar-sized spotted (*Lepisosteus oculatus*) and shortnose (*Lepisosteus platostomus*) gars during flooding of a south-eastern US river. *Ecol. Freshw. Fish* 22, 617–625.

Ward, J.V., Tockner, K., 2001. Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology. *Freshw. Biol.* vol. 46, 807-819.

## 5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Considerando os trabalhos desenvolvidos, foi possível explorar a relação entre espécies de plantas invasoras e a comunidade nativa de invertebrados e peixes que vivem associados, além da importância do período de cheia para aumento de *habitats* disponíveis para exploração por essas comunidades. Mais especificamente, em relação à macrófita invasora *Urochloa arrecta*, os resultados encontrados indicam que de fato a invasora alterou tanto a composição e a abundância de invertebrados quanto a composição da dieta dos peixes, contudo, não afetou a eficiência de forrageamento dos peixes. Esse resultado indica que apesar de os tipos e quantidade de itens alimentares disponíveis para os peixes sofrerem alterações, em biomassas intermediárias, eles continuam se alimentando e forrageando os bancos da planta invasora. Porém, vale ressaltar que quando *U. arrecta* se torna dominante forma densos bancos mono-específicos, reduzindo a eficiência de forrageamento dos peixes, seja pela redução na disponibilidade das presas, seja pela elevada estruturação do *habitat* que pode se transformar em uma barreira física dificultando a movimentação dos peixes entre as estruturas submersas e a detecção e captura das presas.

Com relação à invasora *Hydrilla verticillata*, os invertebrados disponíveis para os peixes não foram significativamente diferentes dos disponíveis na planta nativa usada com controle, assim como a composição da dieta e a eficiência de forrageamento de *Moenkhausia forestii*. Assim, nossos resultados permitem sugerir que no *habitat* natural a macrófita invasora hydrilla com biomassa semelhante à nativa egeria, pode fornecer área de alimentação para peixes de pequeno porte que se alimentam de invertebrados aquáticos comparável à nativa egeria. Isso significa que no *habitat* natural, em biomassas razoáveis semelhantes às da espécie nativa (fato raro para espécies invasoras), a planta invasora pode substituir a nativa sem causar grandes danos às espécies de peixes que vivem associadas.

Quanto a planta anfíbia *Polygonum punctatum*, nossos resultados indicam que apesar de ter biomassas menores que da não anfíbia *Eichhornia azurea*, isso não faz dela uma planta menos eficiente no fornecimento de *habitat* para forrageamento e alimentação de peixes, já que o tipo de planta não afetou a riqueza, abundância ou diversidade de peixes capturados, afetando apenas a composição da comunidade de peixes. Portanto, o novo *habitat* formado pela anfíbia *P. punctatum*, no período de águas altas, é colonizado por peixes de pequeno porte e utilizado como local de alimentação. Estas informações reforçam a importância da dinâmica do ciclo hidrológico em sistemas-rios planície de inundação, pois foi mostrado que a cheia disponibiliza novos substratos (como a macrófita *P. punctatum*) que são colonizados

por invertebrados e, assim, aumentam a oferta de recursos e fornecem locais de alimentação favoráveis aos peixes.

Enfim, tais abordagens devem colaborar com a compreensão sobre como a comunidade nativa se adapta à presença de espécies invasoras e a importância no manejo dessas espécies, além da importância na manutenção do ciclo hidrológico nos sistemas de água doce, evidenciando o período de cheia que aumenta a disponibilidade de *habitats* disponíveis para colonização e forrageamento de espécies que vivem nas margens de rios e lagoas.