

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

TAISE MIRANDA LOPES

Interações predador-presa: predação, oportunismo e antipredação,
testadas a partir de experimentos

Maringá
2017

TAISE MIRANDA LOPES

**Interações predador-presa: predação, oportunismo e antipredação,
testadas a partir de experimentos**

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

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientador: Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes

Maringá
2017

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

L864i Lopes, Taise Miranda, 1986-
 Interações predador-presa : predação, oportunismo e antipredação, testadas a partir
 de experimentos / Taise Miranda Lopes. -- Maringá, 2017.
 59 f. : il. (algumas color.).

 Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade
 Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2017.
 Orientador: Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes.

 1. Peixes de água doce - Relação presa-predador - Planície de inundação - Alto rio
 Paraná. 2. Ecologia trófica. 3. Ecologia comportamental. I. Universidade Estadual de
 Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de
 Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -597.15309816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

TAISE MIRANDA LOPES

**Interações predador-presa: predação, oportunismo e antipredação,
testadas a partir de experimentos**

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

COMISSÃO JULGADORA

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

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

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

Dr.^a Lisiane Hahn
Neotropical Consultoria Ambiental

Prof. Dr. Pitágoras Augusto Piana
Universidade Estadual do Oeste do Paraná (Unioeste)

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

Prof. Dr. Daniel Alves dos Santos
Centro Universitário de Maringá (UniCesumar) (Suplente)

Aprovada em: 23 de fevereiro de 2017.

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

Dedico esta tese aos meus maiores
incentivadores, minha família: Edison,
Ivana, Talita e Thiago.

AGRADECIMENTOS

À Universidade Estadual de Maringá, ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais pela infraestrutura e recursos oferecidos para a realização desta pesquisa;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos concedida e ao PROEX pelo financiamento desta pesquisa;

Ao meu orientador Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes, pela orientação durante estes seis anos, por todas as discussões no delineamento dos experimentos, pelo apoio nos momentos difíceis na minha vida pessoal durante o doutorado e pela imensa contribuição (mesmo à distância) na reta final deste trabalho;

Ao Prof. Dr. Horácio Júlio Júnior pela oportunidade de prestar a seleção de doutorado de 2013, minha eterna gratidão;

Ao Prof. Dr. Angelo A. Agostinho por abrir as portas do seu laboratório quando eu mais precisei;

À Dr.^a Dayani Bailly pela coorientação na qualificação do doutorado e a oportunidade de aprender uma nova linha de pesquisa;

À Dr.^a Andréa Bialetzki, minha primeira orientadora, pela confiança em minha capacidade profissional;

A todos os professores do PEA que contribuíram grandemente na minha formação;

A todos os funcionários do Nupélia que de maneira direta e indireta contribuíram para a realização dessa pesquisa;

Aos membros da banca Prof.^a Dr.^a Norma Segatti Hahn, Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho, Dr.^a Lisiane Hahn, Prof. Dr. Pitágoras Augusto Piana, Prof. Dr. Hugo José Message e Prof. Dr. Daniel Alves dos Santos por aceitarem gentilmente em contribuir neste trabalho;

Aos amigos que contribuíram de alguma forma para que esta pesquisa fosse realizada, Anielly G. de Oliveira, Rafaela Granzotti, Ragna W. Tavares, Maria Júlia M. Ganassin, Matheus T. Baumgartner, Igor P. Affonso, Hérick Santana;

À querida Salete pelo ombro amigo nos momentos difíceis;

À Aldenir e Jocemara, pelas conversas e pela pronta ajuda sempre que solicitadas;

Ao querido funcionário e amigo Tato pela ajuda durante todo experimento, por fazer o possível e impossível para coletar meus peixes, pelas conversas e risadas, “meu muito obrigada”;

Ao Tião e Valdenice pelos almoços de domingo e as conversas durante o experimento na base de pesquisas;

A todos os amigos que passaram pelo Laboratório de Ecoestatística durante os últimos seis anos (Bruna, Rômulo, Hugo, Daniel, Igor, Matheus, Fernando, Pitágoras, Karina, Ândrea, Ragna, Carol, Amanda, Rafaela e Talita). Muito obrigada pela feliz convivência nestes anos e pelas contribuições nesta tese e na minha formação profissional;

Aos amigos da turma de mestrado de 2011, em especial Anielly Oliveira, Ana Paula Fernandes, Diogo Amaral, Priscila Gambale, Jascieli Bortolini, Bárbara Dunck e Renata Ota;

À amiga Anielly G. de Oliveira (friend) pela parceria dentro e fora da UEM, pelas conversas, apoio nos momentos difíceis, por vibrar com minhas vitórias, “meu muito obrigada” e minha eterna gratidão por tudo que passamos juntas nestes últimos seis anos;

À Natália Lacerda, pela sincera amizade, pelas conversas e por me receber em sua casa durante os meses de desabrigada em Maringá, minha gratidão;

A todos meus amigos que sempre estiveram presente de certa forma em minha vida, apoiando e incentivando; Em especial as amigas Nathália Chioro, Camila Costa, Grazieli Taietti, Adriana Calderani, Aryane Rodrigues, Marina Baggio, Renata Dias e Regina Passos;

Aos professores de ciências/ biologia Célia Floriano Gazoni, Glenda Pisetta Hosomi e Silvério Hosomi que me inspiraram ao longo da vida a escolher a biologia como profissão;

Ao Leonardo Nunes, meu feliz encontro na reta final desta jornada, por confiar no meu potencial, me incentivar sempre e principalmente, por me ensinar que a felicidade vem das coisas mais simples desta vida;

Em especial aos meus pais, Edison e Ivana, que sempre me ensinaram a nunca desistir dos meus sonhos, por estarem ao meu lado nos momentos mais difíceis, por serem meus exemplos de força e honestidade, nada disso seria possível sem o apoio de vocês;

Aos meus irmãos Talita e Thiago, pela amizade e amor que me transmitem todos os dias, por vibrarem comigo por cada pequena conquista;

Aos meus príncipes e amores da minha vida, Pedro e Bento;

Acima de tudo e todos, agradeço a Deus, sempre guiando meus passos e iluminando meus caminhos, a minha força para seguir em frente em todos os momentos de dificuldade; obrigada pelo dom da vida e por me permitir conquistar este sonho.

*“Minhas raízes estão no ar
minha casa é qualquer lugar
se depender de mim eu vou até o fim
voando sem instrumentos
ao sabor do vento
se depender de mim eu vou até o fim”*

Interações predador-presa: predação, oportunismo e antipredação, testadas a partir de experimentos

RESUMO

As interações predador-presa têm sido abordadas em diferentes aspectos dentro da ecologia. A Teoria do Forrageamento Ótimo apresenta estas interações vistas em nível de indivíduos, para explicar e prever como predadores e presas ajustam seu comportamento em resposta às mudanças em seus ambientes externos e internos. A invasão de espécies nos ambientes naturais têm causado diversas modificações nestas interações. As alterações de comportamento de predadores e presas foram avaliadas considerando situações de invasão de espécies. A primeira abordagem verificou se a espécie invasora *Astronotus crassipinnis* apresenta oportunismo trófico em um ambiente invadido (planície de inundação do alto rio Paraná). A dieta alimentar de juvenis e adultos foi analisada e posteriormente, através de uma abordagem experimental, avaliou-se a capacidade da espécie em alterar seu comportamento alimentar de acordo com a disponibilidade de alimento. Um potencial competidor nativo de *A. crassipinnis* foi submetido à mesma abordagem experimental. A espécie invasora apresentou uma dieta generalista em estágio juvenil, alterando para especialista em estágio adulto (piscívora). Em condições controladas a espécie invasora alterou seu comportamento alimentar, com maior preferência por *Macrobrachium amazonicum* (camarão) em relação à *Moenkhausia sanctaefilomenae* (peixe). A espécie nativa (*Hoplias* sp.2), também piscívora em ambiente natural, manteve sua preferência por peixes em ambiente controlado. A segunda abordagem verificou o comportamento antipredação apresentado por duas espécies de presas (peixes), comuns na região litorânea de ambientes aquáticos da mesma planície, na presença de duas espécies de peixes piscívoras, uma nativa e a outra invasora ao local de origem destes peixes. Foram analisados os comportamentos de uso do refúgio, formação de cardumes (indivíduos isolados), segregação de *habitat* e nível de atividade destas presas. Os comportamentos dos indivíduos foram avaliados em microcosmos na ausência e na presença de cada um dos predadores, nativo (*Hoplias* sp.2) e invasor (*Hoplerythrinus unitaeniatus*). Os comportamentos das presas não apresentaram um padrão semelhante em relação ao tipo de predador. Para os comportamentos uso do refúgio e indivíduos isolados (para as duas presas), e nível de atividade (para a presa *M. sanctaefilomenae*) não houve diferença em relação ao tipo de predador. As presas apenas reconheceram o perigo e responderam com comportamentos antipredação na presença de qualquer tipo de predador. Para o comportamento segregação do *habitat*, as presas responderam mais efetivamente ao predador invasor, segregando mais o *habitat* na presença deste predador. Considerando todos os comportamentos de evitação apresentados pelas presas, conclui-se que estas não apresentaram um comportamento ingênuo diante do predador invasor. O estudo contribui para o avanço do conhecimento das interações predador-presa em condições de invasão de espécie, através de abordagem experimental.

Palavras-chaves: Comportamento. Invasão. Hipótese *Invasional Meltdown*. Hipótese da Presa Ingênuo.

Predator-prey interactions: predation, opportunism and antipredation, tested from experiments

ABSTRACT

Predator-prey interactions have been addressed in different aspects within ecology. The theory of optimal foraging presents these interactions seen in the level of individuals, to explain and even predict how predators and prey adjust their behavior in response to changes in their external and internal environments. The invasion of species in natural environments has caused several modifications in these interactions. Thus, this thesis aimed to evaluate changes in behavior of predators and prey, considering situation of species invasion. The first chapter evaluated if the invasive species *Astronotus crassipinnis* presents trophic opportunism in an invaded environment (upper Paraná River floodplain). For this purpose, the diet was evaluated in different stages of life (juvenile and adult) and subsequently, through an experimental approach, we evaluated the ability of the species to change its food behavior according to food availability. A potential native competitor of *A. crassipinnis* was submitted to the same experimental approach. The invasive species presented a generalist diet in the juvenile stage, changing to specialist (piscivorous) in adult stage. Under controlled conditions, the invasive species changed its food behavior, with preference for *Macrobrachium amazonicum* (prey-shrimp) in relation to *Moenkhausia sanctaefilomenae* (prey-fish). The native species (*Hoplias* sp.2), also piscivorous in the natural environment, maintained its preference for fish in a controlled environment. The second chapter evaluated the antipredatory behavior of two species of prey (fish), common in the littoral region of aquatic environments of the same floodplain, in the presence of two species of piscivorous fish, one native and another invasive to the place of origin of these fish. We evaluated the refuge use behaviors, formation of schools (isolated individuals), habitat segregation and these prey activity levels. The behaviors of individuals were evaluated in microcosms in the absence and presence of each one of the predators, native (*Hoplias* sp.2) and invasive (*Hoplerythrinus unitaeniatus*). The behavior of the prey did not show a similar pattern in the type of predator. The prey only recognized the danger and responded with antipredatory behaviors in the presence of any type of predator. Already habitat segregation behavior, prey responded more effectively to invasive predator, further segregating the habitat in the presence of this predator. Considering all the avoidance behaviors presented by the prey, it was concluded that they did not present a naiveté in front of the invading predator. Thus, this thesis contributes to the advancement of knowledge of predator-prey interactions under species invasion conditions through an experimental approach.

Keywords: Behavior. Invasion. Invasional Meltdown Hypothesis. Naiveté Hypothesis.

Tese elaborada e formatada conforme as normas das publicações científicas: *Neotropical Ichthyology* e *Hydrobiologia*.
Disponíveis em:
<http://www.scielo.br/revistas/ni/iinstruc.htm>;
<http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10750>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	11
	REFERÊNCIAS	13
2	ONTOGENETIC VARIATIONS IN DIET AND TROPHIC OPPORTUNISM OF AN INVASIVE SPECIES, TESTED IN EXPERIMENT	15
	ABSTRACT	15
	RESUMO	16
2.1	INTRODUCTION.....	17
2.2	METHODS	18
2.2.1	Study area	18
2.2.2	Fish Sampling and diet of the invasive species	19
2.2.3	The experiment on predation	20
2.3	RESULTS	22
2.3.1	Diet of the invasive species	22
2.3.2	The experiment on predation	24
2.4	DISCUSSION	25
	REFERENCES	29
	APÊNDICE A - Representação de algumas etapas do delineamento amostral.	35
3	PREDADORES MEDIANDO A RESPOSTAS DAS PRESAS: TESTANDO O EFEITO DE UMA ESPÉCIE INTRODUZIDA.....	36
	RESUMO	36
	ABSTRACT	37
3.1	INTRODUÇÃO	38
3.2	MATERIAIS E MÉTODOS	39
3.2.1	Procedimento experimental	41
3.2.2	Avaliação dos comportamentos.....	42
3.2.3	Análise de dados	43
3.3	RESULTADOS.....	46
3.4	DISCUSSÃO.....	49
	REFERÊNCIAS	52
	APÊNDICE B - Representação de algumas etapas do delineamento amostral.....	57
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	58

1 INTRODUÇÃO GERAL

Os padrões do comportamento dos organismos em busca de recursos alimentares são sumarizados em ecologia na teoria do forrageamento ótimo (MACARTHUR; PIANKA, 1966). Esta teoria apresenta a interação predador-presa vista em nível de indivíduo, para explicar ou até mesmo prever como predadores e presas ajustam seu comportamento em resposta a mudanças em seus ambientes externo e interno (SIH, 2011).

Predadores precisam ajustar seu comportamento forrageador de acordo com seus traços fixos (ex. morfologia, fisiologia), seu estado atual (ex. reserva energética), seu ambiente biótico (ex. competidores, predadores, doenças) e o ambiente abiótico (ex. qualidade da água, temperatura) (SIH, 2011). Alterações em algumas dessas condições, como por exemplo, aumento no número de predadores, diminuição de recursos alimentares disponíveis, entre outros, exigem que o predador se adapte a esta nova condição e consiga manter-se vivo e dar sequência a sua prole.

Essas alterações nas condições abióticas e bióticas podem ser ainda maiores, quando um predador é introduzido em um novo ambiente (i.e. invasor; não nativo). Indivíduos podem até mesmo alterar suas características de forrageamento, para se ajustar ao novo ambiente, sendo considerada uma estratégia oportunista. Esse tipo de estratégia foi verificada em um indivíduo de *Trachelyopterus galeatus* (Teleostei, Siluriformes), um peixe invasor de alimentação insetívora, que apresentou em sua dieta uma espécie de *Leptodactylus fuscus* (Amphibia, Anura) (ODA *et al.*, 2014). Estudos têm demonstrado que a predação exercida por espécies invasoras podem ser devastadoras, muitas vezes causando rápida e profunda mudança na estrutura e organização da comunidade nativa (PELICICE; AGOSTINHO, 2009; PELICICE *et al.*, 2015).

A predação exerce um papel predominante no comportamento de forrageio das presas (FERRARI *et al.*, 2009). A presença do predador no ambiente afeta a interação entre as outras espécies (SIH; CHRISTENSEN, 2001) e, muitos aspectos individuais da vida das presas (SIH *et al.*, 1985; CHIVERS; SMITH, 1998; DEWITT *et al.*, 1999; SIH; CHRISTENSEN, 2001; HOVERMAN *et al.*, 2005). Neste contexto, a presa precisa equilibrar, através de seu comportamento, a necessidade de obter energia e fugir do risco de predação (modelo dinâmico de estado-estável) (LIMA; DILL, 1990; SIH, 2011). O risco de predação é intuitivamente definido como a probabilidade de um indivíduo ser morto durante algum período no tempo. Desta forma, de acordo com o

modelo proposto por Lima & Dill (1990), o risco de predação depende: (i) da taxa de encontro entre o predador e a presa; (ii) da probabilidade de morte dado um encontro, que é a probabilidade de encontro entre a presa e o predador, seguido por ataque, captura e consumo; e (iii) do tempo gasto, em que a presa se encontra vulnerável encontro ou ataque.

Em geral o risco de predação de uma presa aumenta com os sucessivos estágios na sequência de predação (ENDLER, 1986; 1991). Portanto, presas devem ser selecionadas por interromper esta sequência por meio de defesas, de modo a minimizar este risco (SIH, 1987; LIMA; DILL, 1990). Qualquer característica que reduza o risco individual de predação e aumente o fitness da presa é conhecido como defesa/resposta antipredação. Tais defesas podem ser comportamentais, morfológicas e fisiológicas (SMITH, 1997). As defesas utilizadas no início da sequência de predação (*pré-ataque*) tendem a ser mais generalizadas, mais frequentes e energeticamente menos dispendiosas (por evento) do que aquelas que atuam depois da sequência das etapas de predação (*pós-ataque*) (ENDLER, 1986; 1991).

A diversidade de respostas antipredação é desenvolvida ao longo da história evolutiva da relação predador-presa. Por isso, muitas vezes o encontro com predadores invasores resulta em morte da presa, o que está intimamente relacionado com o fato dessas espécies não compartilharem uma história evolutiva em comum (COX; LIMA, 2006; SIH *et al.*, 2009; KOVALENKO *et al.*, 2010), por não serem capazes de reconhecer o predador.

Apesar disso, reconhecer um predador não nativo não é o suficiente para garantir a sobrevivência da presa. Para sobreviver, as presas também devem “responder” apropriadamente ao predador. Uma questão-chave para a compreensão dos impactos dos predadores não nativos sobre as presas é verificar se as presas usam respostas antipredação generalizadas ou especializadas (LIMA, 1992; MATSUDA *et al.*, 1994; SIH *et al.*, 1998). As presas que apresentam comportamento antipredação especializado são capazes de responder a um predador específico, já as presas que apresentam comportamento generalizado, respondem a um maior número de predadores e aumentam sua sobrevivência em relação a outras espécies (SIH *et al.*, 1998; RELYEA, 2003). Como resultado, a presa com esse comportamento pode ser mais propensa a responder eficazmente a novos predadores (SIH *et al.*, 2009).

Assim, a dificuldade no reconhecimento do predador e de defesas antipredação eficazes são definidas como tipos de ingenuidade da presa (Hipótese da presa ingênua)

(KOVALENKO *et al.*, 2010; MARTIN *et al.*, 2014). Em geral, o forte efeito consumista associado aos predadores de alto perfil invasivo, parecem causados por presas ingênuas que exibem comportamento antipredador fraco ou inapropriado (COX & LIMA, 2006; SIH, 2010).

Esta tese de doutorado avaliou questões dentro da ecologia com foco nas interações predador-presa. As interações foram avaliadas sob o aspecto da invasão de espécies, utilizando abordagem experimental. No primeiro capítulo a interação predador-presa esteve focada no predador, *Astronotus crassipinnis*, espécie invasora na planície de inundação do alto rio Paraná. Este capítulo avaliou a dieta da espécie nesta planície e sua capacidade de alterar seu comportamento alimentar em condições controladas. Já no segundo capítulo a avaliação das interações predador-presa esteve focada nas presas. Foi avaliado o comportamento antipredação apresentado por duas espécies de peixes (presas), comuns na região litorânea da planície de inundação do alto rio Paraná, na presença de duas espécies de peixes piscívoros (predadores), um nativo e outro invasor.

REFERÊNCIAS

- CHIVERS, D. P.; SMITH, R. J. F. Chemical alarm signalling in aquatic predator-prey systems: a review and prospectus. **Ecoscience**, v.5, n.3, p.338-352, 1998.
- COX, J. G.; LIMA, S. L. Naiveté and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. **Trends Ecology Evolution**, v.21, p.674-680, 2006:
- DEWITT, T. J.; SIH, A.; HUCKO, J. A. Trait compensation and cospecialization in a freshwater snail: size, shape and antipredator behavior. **Animal Behaviour**, v.58, p.397-407, 1999.
- ENDLER, J. A. Defense against predators. In: FEDER, M. E.; LAUDER, G. V. (Ed.). **Predator-prey relationships**. Chicago: University of Chicago Press, 1986. p.109-134.
- ENDLER, J. A. Interactions between predators and prey. In: KREBS, J. R.; DAVIES, N. B (Ed.). **Behavioural ecology: an evolutionary approach**. 3. ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1991. p.169-196.
- FERRARI, M. C. O.; SIH, A.; CHIVERS, D. P. The paradox of risk allocation: a review and prospectus. **Animal Behaviour**, v.78, p.579-585, 2009.
- KOVALENKO, K. E.; DIBBLE, E. D.; AGOSTINHO, A. A.; PELICICE, F. M. Recognition of non-native peacock bass, *Cichla kelberi* by native prey: testing the naiveté hypothesis. **Biological Invasions**, v.12, p.3071-3080, 2010.
- LIMA, S. L.; DILL, L. M. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. **Canadian Journal of Zoology**, v.68, p.619-640, 1990.

- LIMA, S. L. Life in a multipredator environment – some considerations for antipredatory vigilance. **Annales Zoologici Fennici**, v.29, p.217–226, 1992.
- MACARTHUR, R. H.; PIANKA, E. R. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, V.100, n.916, p.603-609, 1966.
- MARTIN, C. W. Naïve prey exhibit reduced antipredator behavior and survivorship. *PeerJ* 2: e665, 2014.
- MATSUDA, H.; HORI, M.; ABRAMS, P. A. Effects of predator-specific defense on community complexity. **Evolutionary Ecology**, v.8, n.6, p.628–638, 1994.
- ODA, F. H.; BELLAY, S.; ORTEGA, J. C. G.; AFFONSO, I. P. An unusual prey for the cangati catfish in the Upper Paraná River Floodplain, Brazil. **Revista Mexicana de Biodiversidade**, v.85, p.638-640, 2014.
- PELICICE, F. M.; AGOSTINHO, A. A. Fish fauna destruction after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) in a Neotropical reservoir. **Biological Invasions**, v.11, p.1789-1801, 2009
- PELICICE, F. M.; LATINI, J. D.; AGOSTINHO, A. A. Fish fauna disassembly after the introduction of a voracious predator: main drivers and the role of the invader's demography. **Hydrobiologia**, v.746, p.271-283, 2015.
- RELYEA, R. A. How prey respond to combined predators: a review and an empirical test. **Ecology**, v.84, p.1827–1839, 2003.
- SIH, A.; BOLNICK, D. I.; LUTTBEG, B.; ORROCK, J. L.; PEACOR, S. D.; PINTOR, L. M.; PREISSER, E.; REHAGE J. S.; VONESH, J. R. Predator–prey naïveté, antipredator behavior, and the ecology of predator invasions. **Oikos**, v.119, p.610-621, 2010.
- SIH, A.; CHRISTENSEN, B. Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? **Animal Behaviour**, v.61, p.379-390, 2001.
- SIH, A.; CROWLEY P.; MCPEEK, M.; PETRANKA, J.; STROHMEIER K. Predation, competition and prey communities: a review of field experiments. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, p. 269-311, 1985.
- SIH, A.; ENGLUND, G.; WOOSTER, D. Emergent impacts of multiple predators on prey. **Trends Ecology Evolution**, v.13, p.350–355, 1998.
- SIH, A. Foraging Theory. In: SCHEINER, S.M.; WILLING, M.R. (Ed.). **The theory of ecology**. Chicago: University of Chicago Press, 2011. cap.4, p.65-90.
- SIH, A. Predators and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview. In KERFOOT, W. C.; SIH, A. (Ed.). **Predation: direct and indirect Impacts on aquatic communities**, Hanover: University of New England Press, 1987. pp. 203-224.
- SMITH, 1997. Avoiding and deterring predators. In: GODIN, J. G. J. (Ed.). **Behavioural ecology of teleost fishes**. Oxfordo: Oxford University Press, 1997. pp. 163-190.

2 ONTOGENETIC VARIATIONS IN DIET AND TROPHIC OPPORTUNISM OF AN INVASIVE SPECIES, TESTED IN EXPERIMENT

ABSTRACT

To evaluate if the invasive species *Astronotus crassipinnis* presents trophic opportunism behavior, to some situation of food availability, this study analyzed the diet of the juveniles and adults in the upper Paraná River floodplain. Subsequently, it was carried out an experiment to evaluate the ability of the species to change its food behavior according to the availability of food. The same was done for a potential native competitor of *A. crassipinnis*. The species presented a generalist diet in the juvenile stage, changing to specialist (piscivorous) in the adult stage. Under controlled conditions, the invasive species changed its feeding behavior, with preference for *Macrobrachium amazonicum* (prey-shrimp) in relation to *Moenkhausia sanctaefilomenae* (prey-fish). The native species (*Hoplias* sp.2), also piscivorous in the natural environment, maintained its preference for fish in a controlled environment. The trophic opportunist of the invasive species is associated with shrimp consumption, a species that was also introduced in the same floodplain. It is believed that *A. crassipinnis* uses this resource when others are less available or absent for consumption. Therefore, the facility found by an invasive species to settle in an environment due to the high abundance of another introduced species is known as Meltdown Invasion Hypothesis.

Keywords: Feeding, *Astronotus crassipinnis*, Oscar, *Invasional Meltdown*.

MUDANÇA ONTOGENÉTICA NA DIETA E OPORTUNISMO TRÓFICO DE UMA ESPÉCIE INVASORA TESTADO EM EXPERIMENTO

RESUMO

Para avaliar se a espécie invasora *Astronotus crassipinnis* apresenta oportunismo trófico, frente a alguma situação de disponibilidade de alimento, este estudo avaliou a dieta de juvenis e adultos da espécie na planície de inundação do alto rio Paraná. Posteriormente, foi realizado experimento para avaliar a capacidade da espécie em alterar seu comportamento alimentar de acordo com a disponibilidade de alimento. O mesmo foi realizado para um potencial competidor nativo (*Hoplias* sp.2). A espécie apresentou uma dieta generalista no estágio juvenil, alterando para especialista no estágio adulto (piscívora). Em condições controladas a espécie invasora alterou seu comportamento alimentar, com maior preferência por *Macrobrachium amazonicum* (camarão) em relação à *Moenkhausia sanctaefilomenae* (peixe). Já a espécie nativa (*Hoplias* sp.2), também piscívora em ambiente natural, manteve sua preferência por peixes em ambiente controlado. O oportunista trófico da espécie invasora está associado ao maior consumo de camarão, espécie também introduzida na mesma planície. Acredita-se que *A. crassipinnis* utiliza este recurso, quando outros são menos disponíveis para consumo. Portanto, a facilidade encontrada por uma espécie invasora, para se estabelecer em um ambiente devido à alta abundância de outra espécie introduzida é conhecida como "*Meltdown Invasion Hypothesis*".

Palavras-chave: Alimentação, *Astronotus crassipinis*, Oscar, Hipótese *Invasional Meltdown*.

2.1 INTRODUCTION

The introduction of freshwater fish species is amongst the major threats to aquatic biodiversity (Dudgeon *et al.*, 2006). The main actions that drive fish introductions are fish farming along with aquaculture (Agostinho, Julio Junior, 1996; Agostinho *et al.*, 2007a; Gozlan *et al.*, 2010; Matsuzaki *et al.*, 2013; Ortega *et al.*, 2015) and trade of ornamental species (Agostinho, Julio Junior, 1996; Semmens *et al.*, 2004; Magalhães, Jacobi, 2010). Several negative impacts that go from genetic to ecosystem levels may be associated with introductions of species from other continents or even from other basins within a continent (Schindler *et al.*, 2001; Cucherousset, Olden, 2011; Pelicice *et al.*, 2015).

The success of invasion is commonly determined by a variety of factors and often by the synergistic effects among them, such as low local diversity (Elton, 1958; Kennedy *et al.*, 2002; Fitzgerald *et al.*, 2016), local characteristics of the recipient river basin (Duncan *et al.*, 2003), global changes (Dukes, Mooney, 1999; Hellmann *et al.*, 2008), propagules pressure (Vitule *et al.*, 2009), characteristics of the invasive species (Kolar, Lodge, 2002) and facilitation for establishment provided by other invasive species (Invasional Meltdown; Simberloff, Von Holle, 1999; Ricciardi, 2001).

The knowledge of the characteristics of the invasive fish allows to predict possible impacts on structure and functioning of a native community (Comte *et al.*, 2016). Among these features stand out (i) the mechanisms that facilitate the dispersion (such as the ability to overcome natural barriers, fecundity, survival and dispersion rates of eggs and larvae and post-colonization dispersion), and (ii) the mechanisms that facilitate the invasive species population growth (as high growth rates, high competitive ability and release of natural enemies; Catford *et al.*, 2009; Côté *et al.*, 2013). Moreover, the feeding strategy is another mechanism that facilitates growth and may increase the invasional success of a species (Ruesink, 2005). Some studies suggest that invasive species can switch trophic preferences in the new environment (Jackson, Britton, 2014), due to their generalist features. When this preference is related to a food resource in abundance in the habitat, to easily capture, the species is considered opportunistic (Gerking, 1994). Others studies have reported species with reduction in amplitude of trophic niche (Tran *et al.*, 2015) or even conservatism (Larson *et al.*, 2010; Comte *et al.*, 2016). There are a variety of invasive species that need to be evaluated on these aspects, such as the ones in the family Cichlidae.

Cichlids are widely distributed outside their native range (Williams *et al.*, 1998; Agasen *et al.*, 2006; Ng, Tan, 2010). Their widely variable parenting behavior (Keenleyside, 1991) and the versatile design of the pharynx-jaw complex used for typical chewing explain the great diversity of species from this family (Kullander, 2003) and are features likely to explain its success in invasion. The cichlid *Astronotus crassipinnis* (Heckel, 1840) is native from the Amazon basin and was introduced in the upper Paraná River floodplain by aquaculture and fish farming (Ortega *et al.*, 2015).

The *Astronotus* genus is described in the literature as carnivorous, feeding mainly on small fish, insects and other aquatic invertebrates (Firouzbakhsh, Aliasghari, 2009; Trindade, Queiroz, 2012) or as exclusively piscivorous (Abujanra *et al.*, 2009), but no systematic study has been conducted to confirm the trophic biology of *A. crassipinnis*. Field observations in the upper Parana River floodplain allowed concluding that this fish is intensely feeding on the introduced shrimp *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862).

Within this context, this study aimed at characterizing the diet of *A. crassipinnis* in both juvenile and adult stages, in order to identify differences in diet composition along these two life stages, as well as to suggest if this species is a specialist or a generalist predator. After determining the diet of the species in the field, we then conducted an experiment to evaluate whether or not *A. crassipinnis* is an opportunistic predator, able to change its diet (and feeding behavior) according to food availability (abundance of prey and vulnerability). The same evaluation was also experimentally performed for a potential native competitor of *A. crassipinnis*, the species *Hoplias* sp.2, to validate if it presents the characteristic of an opportunistic invasive species.

2.2 METHODS

2.2.1 Study area

The upper Paraná River floodplain (22° 36' S and 52° 52' W) is located downstream from the dam of the Engenheiro Sérgio Motta hydroelectric power plant (known as Porto Primavera) and upstream from the Itaipu Reservoir. The study area has 230 km long, covers an area of 5,268 km², and is the last significant floodplain along the Brazilian section of the river (Agostinho *et al.*, 2004). It is a highly heterogeneous landscape, formed by the main channel of the Paraná River and two major tributaries (Ivinhema and Baía) and a large number of adjacent lakes, smaller rivers, backwaters and channels (Agostinho *et al.*, 2004).

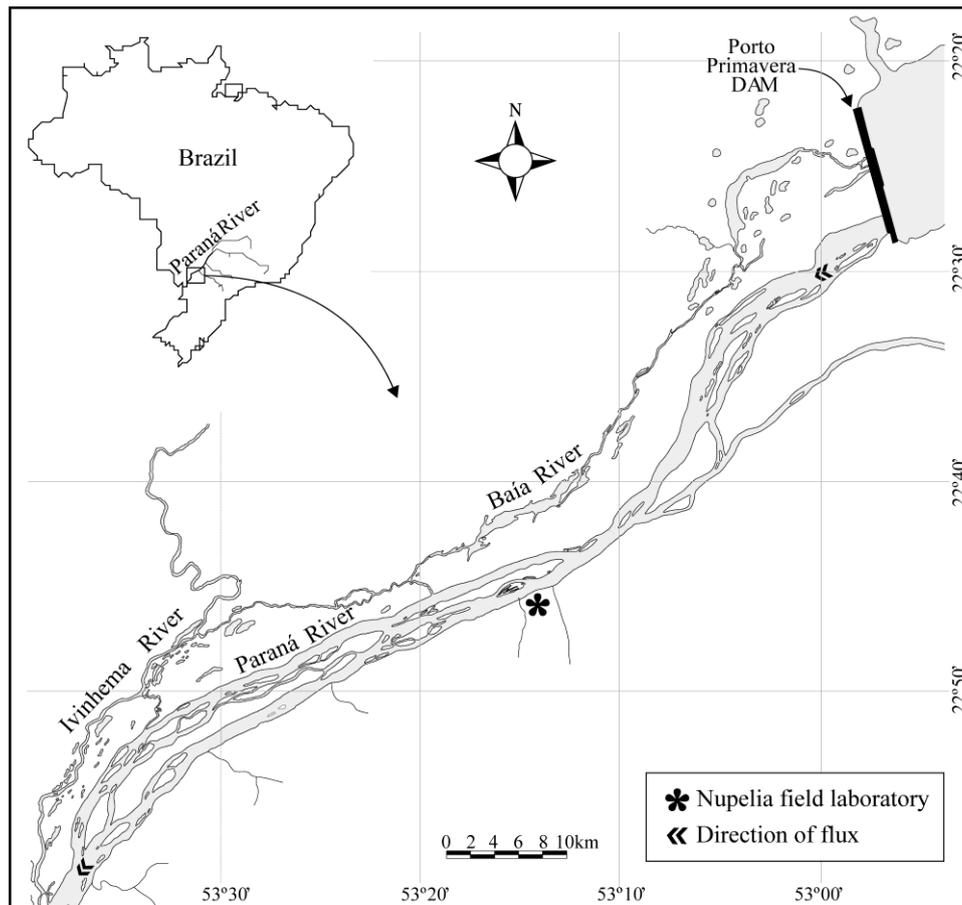


Fig. 1 Upper Paraná River floodplain with *Nupelia* field laboratory in detail. Pereira, Jaime Luiz Lopes, 2015.

2.2.2 Fish Sampling and diet of the invasive species

We sampled individuals of *A. crassipinnis* quarterly from March 2000 to March 2016, during the samples conducted under the Long-term Ecological Research Program (Field 6) with sets of 10 m long gillnets (24, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100, 120, 140 and 160 mm opposite knots meshes) installed perpendicularly to the margins for 24 h, with catches at 8 am, 4 pm and 10 pm. For each fish captured we measured standard length (SL; cm) and determined visually the stage of gonadal maturation (Vazzoler *et al.*, 1996), separating the individuals into juveniles (in maturation) and adults (mature and in rest). Stomachs with food contents were preserved in 4% formaldehyde for further laboratory analysis using a stereoscopic microscope. The identification of food items followed specific keys for each group, thereafter the items were classified to the lowest possible taxonomic level and grouped into broader categories (Aquatic Insects,

Terrestrial Insects, Microcrustaceans, Other Invertebrates, Molluscs, Fishes, Plant and Detritus).

The diet composition was determined analyzing the stomachs contents and results were expressed following both the frequency of occurrence and the volume of the items (Hyslop, 1980). The frequency of occurrence (F_o) is the percentage of a food item in relation to total number occurrences recorded in the gastric contents, whereas the volumetric rate represents the volume of an item in relation to the total volume of all items recorded in the gastric contents. These data were combined in the Feeding Index (F_i) proposed by Kawakami, Vazzoler (1980), given by the formula:

$$F_i = \frac{F_o * V}{\sum \% F_o * V}$$

where: F_i = food item; F_o = frequency of occurrence of the item i (%); V = volume of the item i (%).

The patterns of similarity in diet composition were summarized for juveniles and adults. To summarize the patterns we used a Principal Coordinates Analysis (PCoA; Gower, 1966) based on the data matrix of the food items identified in the stomachs (Feeding Index; F_i), using the Gower similarity coefficient (Gower, 1971) to generate the resemblance matrix. Each individual was considered a replicate within the matrix (lines), food items (columns) and the life stage was the factor. The difference between the diet of juveniles and adults (factor) was determined using the Permutational Analysis of Variance (PERMANOVA) applied to the same similarity (resemblance) matrix (Anderson *et al.*, 2008). To test the significance ($p < 0.05$) data were submitted to 4.999 Monte Carlo permutations. Analyses were performed in PRIMER 6 add PERMANOVATM (Clarke, Gorley, 2006; Anderson *et al.*, 2008).

2.2.3 The experiment on predation

In this study, we conducted the experiment to better evaluate the trophic opportunism behavior of the invasive *A. crassipinnis*, comparing the results with the native piscivorous *Hoplias* sp.2. This native species belongs to the *malabaricus* group (*Hoplias* sp.1, *Hoplias* sp.2 and *Hoplias* sp.3 are currently being described) (Bifi, 2013). It was chosen due to its ambush foraging habit (Almeida *et al.*, 1997; Luz-Agostinho *et al.*, 2008), as the invasive species. In addition, *Hoplias* sp.2 co-occurs with *A.*

crassipinnis and they are likely to compete for resources. *Hoplias* sp.2 diet was described by L. S. Pereira (oral communication, July 2016), with data collected from March 2007 to June 2013 in the same environments where the invasive was sampled in the upper Paraná River floodplain. The species consumed a diet dominated by fish, with some participation of insects, crustaceans and plants. The diet has a great participation of *Hoplosternum littorale*.

Adults of *A. crassipinnis* (SL: 20.5 ± 1.09 , $n = 4$) and *Hoplias* sp.2 (SL: $18.23 \text{ cm} \pm 2.07$, $n = 4$) were caught with rod in Baía River ($22^{\circ}47'S$, $53^{\circ}22'W$). The two species are ambushers, but the *Astronotus* sp. is a diurnal predator, staying in the surface, near or within macrophytes stands, waiting for prey (Trindade, Queiroz, 2012). The *Hoplias* sp. has the same behavior during the day, but not staying near the surface. During the night, the native species is positioned in open areas with the front of the body facing upwards (sit and wait) (Luz-Agostinho et al., 2008).

To perform as preys in the experiment, we used the small native Characidae *Moenkhausia sanctaefilomenae* Benine, Mariguela & Oliveira 2009 (CT $3.34 \pm 0.54 \text{ cm}$) and the invasive shrimp *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (CT $4.17 \pm 0.58 \text{ cm}$), also netted from the same river. These species are highly abundant in the plain, they are common prey for several piscivorous fish, and share the same habitats as the predators in case. After collection, the predators and prey were separately transported to 250 L flow-through tanks to acclimatized to laboratory light (12-12 h day-light cycle) and temperature (air = 30°C and water = 27°C) conditions for ten days (sensu Petry et al., 2007) prior to experiment. Predators were fed with smaller fish to satiation during the first two days and then were left starving to standardize starvation time, while prey were fed commercial pellets to satiation on a daily basis.

The experiment was performed at the “Base de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia), Universidade Estadual de Maringá”, municipality of Porto Rico, Paraná State, Brazil. Experiments were conducted in aerated aquaria (100 x 50 x 40 cm) filled with 200 L of river water and branches of macrophytes to provide some shelter and minimize stress. The back and both sides of each aquarium were covered with black fabric to prevent visual disturbance, while the front and right sides were left open to allow observation. The experimental conditions were the same during acclimatization. The predators (invasive and native) were evaluated in isolated treatments, with four replicates for each one (totaling eight replicates). In each replicate we placed a single predator. At the beginning of the experiment, six of each prey

species, based on the schooling behaviour of this fish under natural conditions, with same size class were added to the aquaria, 30 minutes prior to predators, allowing preys to acclimatize. We used this number of prey to simulate a school of the species. After acclimatization predators were randomly added to the aquaria and the trials were carried out for 24 hours. To evaluate the mortality rate among preys and investigate the preferences of predators in relation to them, we used the t-test. First, we analyzed the difference in predation rate (number of preys consumed in 24 h) of each predator, considering both preys. Then, we compared the predation rates of both predators in relation to a given prey. The predation rate was relativized [(number of individuals predated/ total number of individuals)*100].

2.3 RESULTS

2.3.1 Diet of the invasive species

We sampled 50 individuals with stomach contents, juveniles (SL: 3.7 cm \pm 0.18 cm, n = 15) and adults (SL: 19.2 cm \pm 2.71 cm, n = 35) (Tab. 1). The alimentary index suggested that juveniles *A. crassipinnis* have a diet mostly based on aquatic insects ($Fi = 56.09\%$) and microcrustaceans ($IAi = 37.71\%$), while adults preferentially consumed fish ($Fi = 54.21\%$) and mollusks ($Fi = 28.93\%$), suggesting that the diet changes according to the life stages (Tab. 1).

Tab. 1 Food spectrum for the life stages of *Astronotus crassipinnis* estimated by volume (V%) and occurrence (O%) values of food items and combined feeding index ($Fi\%$) in the upper Paraná River floodplain (N: number of individuals; n.i: not indentified).

Items	Juveniles (N=15)			Adults (N=35)		
	O%	V%	Ai%	O%	V%	Ai%
Aquatic Insects	100	49.16	56.09	–	–	–
Trichoptera	20	2.19	0.73	–	–	–
Lepidoptera	6.67	0.78	0.09	–	–	–
Ephemeroptera	80	14.59	19.49	–	–	–
Chironomidae	100	14.08	23.53	–	–	–
Ceratopogonidae	6.67	0.63	0.07	–	–	–
Diptera n.i.	13.33	3.13	0.7	–	–	–
Chaoboridae	6.67	0.31	0.03	–	–	–
Odonata	33.33	6.89	3.83	–	–	–
Coleoptera	20	2.19	0.73	–	–	–
Collembola	6.67	0.31	0.03	–	–	–
Hemiptera	13.33	2.35	0.52	–	–	–

Items	Juveniles (N=15)			Adults (N=35)		
	O%	V%	Ai%	O%	V%	Ai%
Plecoptera	20	1.56	0.52	–	–	–
Terrestrial Insects	13.33	3.43	0.52			
Diptera n.i.	6.67	1.56	0.17	–	–	–
Coleoptera	6.67	1.88	0.21	–	–	–
Microcrustaceans	100	33.05	37.71			
Chidoridae	46.67	5.95	4.64	–	–	–
Ostracoda	100	20.94	34.97	–	–	–
Cyclopoida	13.33	2.82	0.63	–	–	–
Cladocera n.i.	13.33	1.88	0.42	–	–	–
Amphipoda	13.33	1.56	0.35	–	–	–
Other Invertebrates	13.33	1.25	0.19	2.86	0.31	0.02
Araneae	13.33	1.25	0.28	–	–	–
Decapoda	–	–	–	2.86	0.31	0.04
Molluscs	6.67	0.94	0.07	31.43	37.74	28.93
Gastropoda	6.67	0.94	0.1	22.86	19.15	20.36
Bivalve				11.43	18.59	9.88
Fishes	46.67	9.36	4.99	60	37.04	54.21
Doradidae	–	–	–	2.86	0.51	0.09
Loricariidae	–	–	–	2.86	0.31	0.04
Characidae	–	–	–	8.57	10.84	4.32
Rhamphichthyidae	–	–	–	2.86	1.55	0.21
Fish remains	46.67	9.39	7.32	48.57	23.82	53.81
Plant	13.33	2.81	0.43	31.43	20.26	15.54
Aquatic plant	–	–	–	11.43	5.42	2.88
Terrestrial plant	13.33	2.82	0.63	14.29	4.93	3.27
Fruit/Seed	–	–	–	5.71	9.92	2.63
Detritus	–	–	–	11.43	4.65	2.47

The Principal Coordinates Analysis (PCoA) ordered the composition of *A. crassipinnis* diet along two axes, which accounted for 46.38% of the variability of the data. Axis 1 statistically separated (PERMANOVA; *Pseudo-F* = 23.64, $p < 0.001$) the scores of the composition of the diet of juveniles (spheres on the right) and adults (triangles in the left, with little variability). Chironomidae larvae ($\rho = 0.79$), Ostracoda ($\rho = 0.77$), Ephemeroptera ($\rho = 0.73$), all positively correlated and fish parts ($\rho = -0.53$) negatively correlated, were the items that most explained the patterns in this axis (Fig. 2). However, there was no clear pattern in Axis 2 (Fig. 2).

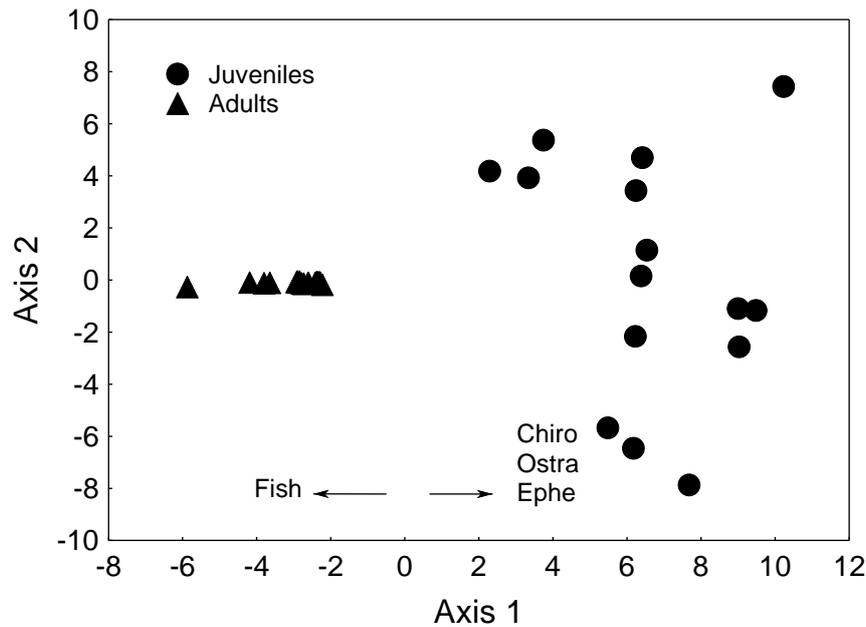


Fig. 2 Ordination (Axis 1 and Axis 2) resulted from the Principal Coordinate Analysis (PCoA) to juveniles and adults of *Astronotus crassipinnis* according to their diets, in the upper Paraná River floodplain (Chiro = Chironomidae larvae, Ostra = Ostracoda, Ephe = Ephemeroptera, Fish = fish remains).

2.3.2 The experiment on predation

The predation rate of *A. crassipinnis* did not significantly differ between the type of prey species (Tab. 2), but predation on shrimp (4.00 ± 2.45 individuals/24 h) was higher than on prey-fish (1.00 ± 1.41 individuals/24 h) (Fig. 3A). *Hoplias* sp.2 predation rate did not show significant differences (Tab. 2), but predation of prey-fish (5.25 ± 1.50 individuals/24h) was higher than the one for shrimps (3.00 ± 3 individuals/24h) (Fig. 3B). When comparing predatory rates for a particular prey, *Hoplias* sp.2 consumed significantly more prey-fish than *A. crassipinnis* (Fig. 3C; Tab. 2). Although higher predation rates for *A. crassipinnis*, the consumption of shrimps had no significant differences between predators (Fig. 3D; Tab. 2).

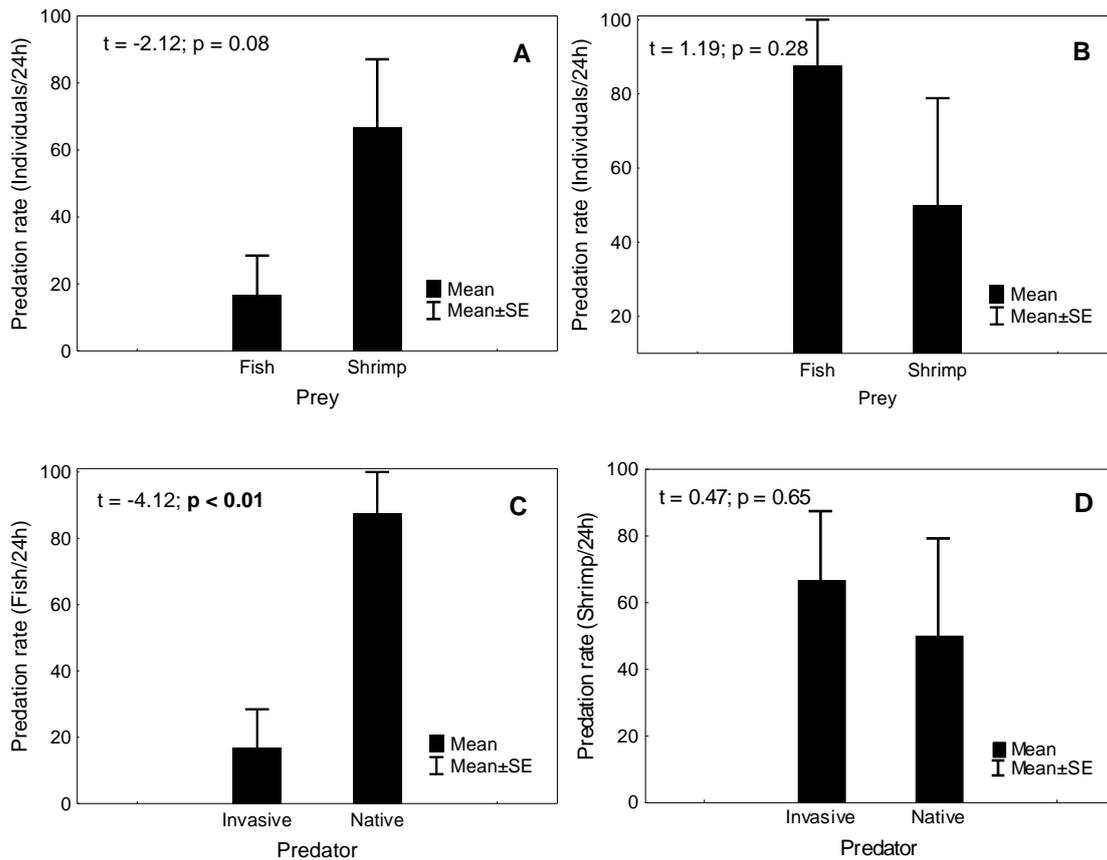


Fig. 3 Mean and standard error of the predation rate of A) *Astronotus crassipinnis* (Invasive species) and B) *Hoplias sp.2* (Native species) in relation to two prey *Moenkhausia sanctaefilomenae* (Fish) and *Macrobrachium amazonicum* (Shrimp); Mean and standard error of the comparison of the predation rate of the *Astronotus crassipinnis* (Invasive species) and *Hoplias sp.2* (Native species) in relation to both prey C) *Moenkhausia sanctaefilomenae* (Fish) and D) *Macrobrachium amazonicum* (Shrimp). C-D) Only comparative analyzes, the treatments do not represent competition experiments.

2.4 DISCUSSION

The results of this study indicate that the invasive species *A. crassipinnis* shows ontogenetic changes in diet, being more generalist in early stages, and becoming more specialized in the adult stage. Under experimental conditions, the species switched its food preferences, suggesting that this can be considered an opportunist predator.

In the juvenile stage, individuals smaller than 40 mm consumed only invertebrates and a wider variety of food items. Above this length, fish was the main item in the diet. Similar patterns of ontogenetic changes were observed for other species, as *Cichla kelberi* Kullander and Ferreira, 2006 (Gomieiro *et al.*, 2010); *Pygocentrus notatus* (Lütken 1875) and *Rhamdia sp.* (Winemiller, 1989). The relative

proportions of the body and other anatomical characteristics developed during growth are the factors that determine the type and food size that fish predators will prey on (Werner, 1974; Werner, Hall, 1979; Machado-Alisson, Garcia, 1986; Keast, 1985). Juveniles have limited body size, with mouth gape also limited, determining the consumption of only small food.

The variations in the number of food items, according to the life stage of the invasive species, may also be related to its morphological development. This aspect may be considered a survival strategy of the species (Neves *et al.*, 2015). When juveniles, individuals are, due to the small size, highly vulnerable to predators, what may lead them to consume what is available where they inhabit, in order to survive. The generalist diet, as well as the tendency to consume low-trophic level organisms, is considered a feature which contributes to the successful establishment of some invasive fish species (Koehn, 2004; Gido, Franssen, 2007). Therefore, this characteristic of *A. crassipinnis* may be one that may have favored its establishment in the upper Paraná River floodplain, resulting in high abundance. This feeding strategy was also observed in *C. kelberi* (Gomiero *et al.*, 2010), invasive species in the same floodplain.

When *A. crassipinnis* is in the adult stage, it shifts the intake to other items, such as mollusks and fish, thus foraging in trophic level higher in the foodchain. Few studies have addressed the diet of adults *A. crassipinnis* in their native basins. However, its congeneric species, *Astronotus ocellatus* (Agassiz, 183), is omnivorous and include fruits and insects in the Brazilian Amazon (Merona, Ranking-de-Merona, 2004), and small portions of fish in Venezuela (Winemiller, 1989). Therefore, it is not possible to affirm whether or not *A. crassipinnis* kept its diet in the invaded upper Paraná River, similar to its native range. Many species have trophic plasticity and diet variation in different locations, as already described for *Geophagus proximus* Quoy & Gaimard 1824, ranging from generalist to specialist, depending on where it was sampled and the abundance of available prey (Abelha, Goulart, 2004; Oliveira, Bennemann, 2005; Dias *et al.*, 2005; Loureira-Crippa, Hahn, 2006; Mazzoni, Costa, 2007; Gomiero, Braga, 2008; Bastos *et al.*, 2011).

When we evaluated experimentally the food preferences of *A. crassipinnis* in relation to the *Hoplias* sp.2, both preyed on shrimps, but the invasive species consumed a little more than the native species. Both present more specialized food habits in adulthood, thus the use of shrimp as food resource is probably associated with the behavior of the prey. The shrimp swimming is slower, when compared to *M.*

sanctaeofilomenae (Felipe *et al.*, 2009). Then, predators prefer to consume the prey easier to capture, spending less energy when foraging (MacArthur, Pianka, 1966). Already, the consumption of shrimp by the invasive predator may be related to their pelagic (Trindade, Queiroz, 2012; Froesy, Pauly, 2017), as well as shrimps, their foraging behavior and characteristic boldness, may have favored the species. In contrast, *Hoplias* has characteristics that may have disadvantages, as a benthic habit (Winemiller, 1989; L. S. Pereira, PhD (oral communication, July 2016)) and characteristic of shyness.

Although the two species fed on shrimp, *A. crassipinnis* explored more this feeding resource, revealing a preference for it in a controlled environment (remember that, in nature, adults are mostly piscivores), whereas *Hoplias* sp.2 preferred the fish prey (it did not change the preferential food item). Thus, we believe that *A. crassipinnis* presents opportunistic behavior when compared to the native species. In addition to the broad diet during juvenile, the opportunism in the consumption of prey can be considered an advantageous characteristic that favors the establishment of *A. crassipinnis* in the of the upper Paraná River floodplain and probably in other river basins. Trophic opportunism has also been described for another cichlid, *Geophagus brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1824), in a reservoir in the Paraná basin. This species is also invasive in the Paraná and changed its omnivorous diet to feed on fruits and seeds, due to the greater availability of these resources in the environment in a given period (Abelha, Goulart, 2004). In the case of *A. crassipinnis*, its trophic opportunism is associated to the consumption of shrimp (*M. amazonicum*), which was also introduced in the Paraná and presents high abundances in the several environments of the plain. Thus, we believe that *A. crassipinnis* fed on this resource, when others are less available or absent for consumption. Therefore, the facilitation found by an introduced species, in the case *A. crassipinnis*, to establish in an environment due to the high abundance of another introduced species, in the case *M. amazonicum*, is known as "Meltdown Invasion Hypothesis" (Simberloff, Von Allen, 1999), in this case being positive only for the predator.

Thus, this study has shown that the invasive species *A. crassipinnis*, in the invaded environment, presents a generalist habit in the juvenile stage, becoming specialist (piscivorous) in the adult phase. The results found in this study allow us to conclude that the invasive species may change its feeding behavior in a controlled environment, as already observed in the study of Abelha, Goulart (2004). We cannot

rule out the hypothesis that even the native species has this same behavior, because it also used shrimp as a resource in natural environments. More detailed experimental studies should be carried out to confirm the trophic opportunism of *A. crassipinnis*. In addition, further studies of its biology are needed to assess its invasiveness and potential impacts on the native community of this region.

REFERENCES

- Abelha MCF, Goulart E. Oportunismo trófico de *Geophagus brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1824) (Osteichthyes, Cichlidae) no reservatório de Capivari, Estado do Paraná, Brasil. *Acta Sci Biol Sci.* 2004; 26(1):37-45.
- Abujanra F, Agostinho AA, Hahn NS. Effects of the flood regime on the body condition of fish of different trophic guilds in the Upper Paraná River floodplain, Braz J Biol. 2009; 69(2, Suppl.): 469-479.
- Agasen EV, Clemente JP, Rosana MR, Kawit NS. Biological investigation of Jaguar Guapote *Parachromis managuensis* (Gunther) in Taal Lake, Philippines. *J Environ Sci Manag.* 2006; 9(2): 20-30.
- Agostinho AA, Gomes LC & Pelicice FM. Ecologia e manejo dos recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil. Maringá: EDUEM; 2007.
- Agostinho AA, Gomes LC, Thomaz SM, Hahn NS. 2004. The Upper Paraná River and its floodplain: main characteristics and perspectives for management and conservation. In Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn NS, editors. *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation.* Leiden: Backhuys Publishers, 2004. p.381-393.
- Agostinho AA, Julio Júnior HF. Peixes de outras águas. *Ciência Hoje.* 1996; 21(124): 36-44.
- Almeida VLL, Hahn NS, Vazzoler AEA de M. Feeding patterns in five predatory fishes of the high Paraná River floodplain (PR, Brazil). *Ecol Freshw Fish.* 1997; 6: 123-133.
- Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KR. *Permanova+ for Primer: Guide to software and statistical methods.* Primer-e, Plymouth. 2008.
- Bastos RF, Condini MV, Varela Junior AS, Garcia AM. Diet and food consumption of the pearl cichlid *Geophagus brasiliensis* (Teleostei:Cichlidae): relationships with gender and sexual maturity. *Neotrop Ichthyol.* 2011; 9(4): 825-830.
- Bifi, AG. Revisão taxonômica das espécies do grupo *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Characiformes: Erythrinidae) da bacia do rio do Prata. Maringá: Universidade Estadual de Maringá. 52p.
- Bozza AN, Hahn NS. Uso de recursos alimentares por peixes imaturos e adultos de espécies piscívoras em uma planície de inundação neotropical. *Biota Neotrop.* 2010; 10(3): 217- 226.
- Catford JA, Jansson R, Nilsson C. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypothesis into a single theoretical framework. *Divers Distrib.* 2009; 15: 22-40.

Clarke KR, Gorley RN. Primer v6: User manual/tutorial, PRIMER-E, Plymouth UK, (192pp). 2006

Comte L, Cucherousset J, Olden JO. Global test of Eltonian niche conservatism of nonnative freshwater fish species between their native and introduced ranges. *Ecography*. 2016; 39: 001-009.

Côté IM, Green SJ, Hixon MA. Predatory fish invaders: Insights from Indo-Pacific lionfish in the western Atlantic and Caribbean. *Biol Conserv*. 2013; 164: 50-61.

Cucherousset J, Olden JD. Ecological impacts of non-native freshwater fishes. 2011. *Fisheries*. 2011; 36: 215-230.

Dias RM, Bailly D, Antônio RR, Suzuki HI, Agostinho AA. Colonization of the Corumbá Reservoir (Corumbá River, Paraná River Basin, Goiás State, Brazil) by the “lambari” *Astyanax altiparanae* (Tetraodonidae; Characidae). *Braz Arch Biol Technol*. 2005; 48: 467-476.

Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, Kawabata Z, Knowler DJ, Lévêque C *et al*. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol Rev*. 2006; 81: 163-182.

Dukes JS, Mooney HA. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends Ecol Evol*. 1999; 14(4): 135-139.

Duncan RP, Blackburn TM, Sol D. The ecology of bird introductions. *Annu Rev Ecol Evol Syst*. 2003; 34: 71-98.

Elton CS. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen:London. 1958.

Felipe TRA, Suárez YR, Antonialli Junior WF. The social organization of fish schools: antipredator responses of *Moenkhausia sanctaefilomenae* (Characidae, Tetraodonidae) under simulated predation in the laboratory. *Sociobiology*. 2009; 54(1): 275-281.

Firouzbakhsh F, Aliasghari M. An illustrative encyclopedia of freshwater aquarium fish. Partove vagheeh press: Tehran. 2009.

Fitzgerald DB, Tobler M, Winemiller KO. From richer to poorer successful invasion by freshwater depends on species richness of donor and recipient basins. *Glob Chang Biol*. 2016; 22(7): 2440-2450.

Froese R, Pauly D, editors. Fishbase [Internet]. 2017. [version 10/2016]. Available from: <http://www.fishbase.org>.

Gido KB, Franssen NR. Invasion of stream fishes into low trophic positions. *Ecol Freshw Fish*. 2007; 16: 457-464.

- Gomiero LM, Braga FMS. Feeding habits of the ichthyofauna in a protected area in the state of São Paulo, southeastern Brazil. *Biota Neotrop.* 2008; 8(1): 41-47.
- Gomiero LM, Villares Junior GA, Naous F. Seasonal and ontogenetic variations in the diet of *Cichla kelberi* Kullander and Ferreira, 2006 introduced in an artificial lake in southeastern Brazil. *J Biol.* 2010; 70(4): 1033-1037.
- Gower JC. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics.* 1971; 27(4): 857-871.
- Gower JC. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika.* 1966; 63: 315-28.
- Gozlan RE, Britton JR, Cowx I, Copp GH. Current understanding on non-native Freshwater introductions. *J Fish Biol.* 2010; 76: 751-786.
- Graça WJ, Pavanelli CS. Peixes da planície de inundação do alto Rio Paraná e áreas adjacentes. EDUEM: Maringá. 2007.
- Griffiths D. Prey availability and food of predators. *Ecology.* 1975; 56(5): 1209-1214.
- Hellmann JJ, Byers JE, Bierwagen BG, Dukes JS. Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conserv Biol.* 2008; 22(3): 534-543.
- Hurlbert SH. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology.* 1978; 59(1): 67-77.
- Hyslop, EJ. Stomach contents analysis – a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 1980; 17: 411-429.
- Jackson MC, Britton JR. Divergence in the trophic niche of sympatric freshwater invaders. *Biol Invasions.* 2014; 16(5): 1095-1103.
- Kawakami E, Vazzoler G. Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. *Bol Inst Oceanogr.* 1980; 29: 205-207.
- Keast A. Development of dietary specializations in a summer community of juvenile fishes. *Env Biol Fish.* 1985; 13: 211-224.
- Keenleyside MHA. *Cichlid Fishes: Behavior, Ecology and Evolution.* New York: Chapman and Hall; 1991.
- Kennedy TA, Naeem S, Howe KM, Knops JMH, Tilman D, Reich P. Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature.* 2002; 417: 636-638.
- Koehn JD. Carp (*Cyprinus carpio*) as a powerful invader in Australian waterways. *Freshw Biol.* 2004; 49: 882-894.

Kolar CS, Lodge DM. Ecological predictions and risk assessment for alien fishes in North America. *Science*. 2002; 298: 1233-1236.

Kullander SO. Family Cichlidae (Cichlids). In: Reis RE, Kullander SO, Ferraris CJ, Jr., organizers. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Porto Alegre: Edipuc; 2003. p.291-309.

Larson ER, Olden JD, Usio N. Decoupled conservatism of Grinnellian and Eltonian niches in an invasive arthropod. *Ecosphere*. 2010; 1(6): 1-13.

Loureiro-Crippa VE, Hahn NS. Use of food resources by the fish fauna of a small reservoir (Rio Jordão, Brazil) before and shortly after its filling. *Neotrop Ichthyol*. 2006; 4: 357-362.

Luz-Agostinho KDG, Agostinho AA, Gomes LC, Júlio Jr HF. Influence of food pulses on diet composition and trophic relationships among piscivorous fish in the upper Paraná River floodplain. *Hydrobiologia*. 2008; 607: 187-198.

MacArthur RH, Pianka ER. On optimal use of a patchy environment. *Am Nat*. 1966; 100(916): 603-609.

Machado-Alisson A, Garcia C. Food habits and morphological changes during ontogeny in three serrasalmin fish species of the Venezuelan floodplains. *Copeia*. 1986; 1986: 193-195.

Magalhães ALB, Jacobi CM. E-commerce of freshwater aquarium fishes: potential disseminator of exotic species in Brazil. *Acta Sci Biol Sci*; 2010; 32(3): 243-248.

Matsuzaki S, Sasaki T, Akasaka M. Consequences of the introduction of exotic and translocated species and future extirpations on the functional diversity of freshwater fish assemblages. *Glob Ecol Biogeogr*. 2013; 22: 1071-1082.

Mazzoni R, Costa LDS. Feeding ecology of stream-dwelling fishes from a coastal stream in the southeast of Brazil. *Braz Arch Biol Technol*. 2007; 50(4): 627-635.

Mérona B, Ranking-de-Merona J. Food resource partitioning in a fish community of the central Amazon floodplain. *Neotrop Ichthyol*. 2004; 2(2): 75-84.

Neves MP, Delariva RL, Guimarães ATB, Sanches PV. Carnivory during ontogeny of the *Plagioscion squamosissimus*: a successful non-native fish in a lentic environment of the Upper Paraná River basin. *Plos One*. 2015; 10(11): e141651. doi:10.1371/journal.pone.0141651

Ng HH, Tan HH. An annotated checklist of the non-native freshwater fish species. *COSMOS*. 2010; 6: 95-116.

Oliveira DC, Bennemann ST. Ictiofauna, recursos alimentares e relações com as interferências antrópicas em um riacho urbano no sul do Brasil. *Biota Neotrop.* 2005; 5(1): 95-107.

Ortega JCG, Júlio Jr HF, Gomes LC, Agostinho AA. Fish farming as the main driver of fish introductions in Neotropical reservoirs. *Hydrobiologia.* 2015; 746: 147-158.

Ortega JCG, Júlio Junior HF, Gomes LC, Agostinho AA. Fish farming as the main driver of fish introductions in Neotropical reservoirs. *Hydrobiologia.* 2015; 746(1): 147-158.

Pelicice FM, Latini JD, Agostinho AA. Fish fauna disassembly after the introduction of a voracious predator: main drivers and the role of the invader's demography. *Hydrobiologia.* 2015; 746: 271-283.

Petry AC, Agostinho AA, Piana PA, Gomes LC. Effects of temperature on prey consumption and growth in mass of juvenile trahira *Hoplias aff. malabaricus* (Bloch, 1974). *J Fish Biol.* 2007; 70: 1855-1864.

Ricciardi A. Facilitative interactions among aquatic invaders: is an "invasional meltdown" occurring in the Great Lakes? *Can J Fish Aquat Sci.* 2001; 58: 2513-2525.

Ruesink JL. Global analysis of factors affecting the outcome of freshwater fish introductions. *Conserv Biol.* 2005; 19: 1883-1893.

Schindler DW. The cumulative effects of climate warming and other human stresses on Canadian freshwaters in the new millennium. *Can J Fish Aquat Sci.* 2001; 58: 18-29.

Semmens BX, Buhle ER, Salomon AK, Pattengill-Semmens CV. A hotspot of non-native marine fishes: evidence for the aquarium trade as an invasion pathway. *Mar Ecol Prog Ser.* 2004; 266: 239-244

Simberloff D, Von Holle B. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol Inv.* 1999; 1: 21-32.

Tran TNQ, Jackson MC, Sheath D, Verreycken, Britton JR. Patterns of trophic niche divergence between invasive and native fishes in wild communities are predictable from mesocosm studies. *J Anim Ecol.* 2015; 84: 1071-1080.

Trindade MEJ, Queiroz HL. Feeding ecology and morphometry of the digestive tract of *Astronotus ocellatus* (Cichlidae) in várzea environments of the middle Solimões region, Central Amazon, Brazil. *Uakari.* 2012; 8(1): 45-57.

Vazzoler AEAM. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática.* Maringá: EDUEM; 1996.

Vitule JRS, Freire CA, Simberloff D. Introduction of nonnative freshwater fish can certainly be bad. *Fish Fish*. 2009; 10: 98-108.

Werner EE, Hall DJ. Competition and habitat shift in two sunfishes (Centrarchidae). *Ecology*. 1977; 58: 869-876.

Werner EE. Fish size, prey size, handling time relation in several sunfishes and some implications. *J Fish Res Board Can*. 1974; 31: 1531-1536.

Williams JD, Winemiller KO, Taphorn DC, Balbas L. Ecology and status of piscivores in Guri, an oligotrophic tropical reservoir. *N Am J Fish Manag*. 1998; 18: 274-285.

Winemiller KO. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan llanos. *Environ Biol Fishes*. 1989; 26: 177-199.

APÊNDICE A - Representação de algumas etapas do delineamento amostral.

A) Aclimação dos predadores em aquários isolados com barreiras de tecido (TNT), para evitar as perturbações externas durante a utilização da sala; B) Indivíduos de *Astronotus crassipinnis*, sendo aclimatados em aquários na sala de experimentos.



3 PREDADORES MEDIANDO A RESPOSTAS DAS PRESAS: TESTANDO O EFEITO DE UMA ESPÉCIE INTRODUZIDA

RESUMO

A predação exerce efeito sobre o comportamento antipredação das possíveis presas. Indivíduos são capazes de alterar aspectos individuais de sua história de vida, para diminuir o risco de predação. Quando predadores invasores são inseridos em um novo ambiente, outras espécies podem não reconhecê-los, apresentando respostas antipredação ineficazes. Isto causa aumento no nível de predação e, conseqüentemente profundas transformações em uma comunidade nativa. Este trabalho teve como objetivo avaliar o comportamento antipredação de duas espécies de peixes presas, comuns na região litorânea de ambientes aquáticos da planície de inundação do alto rio Paraná, na presença de duas espécies de peixes piscívoras, uma nativa e outra invasora. Esperava-se que as presas exibissem comportamentos mais eficientes na presença do predador nativo do que na presença do predador invasor. Para isso foram avaliados os comportamentos de uso do refúgio, formação de cardumes (indivíduos isolados), segregação de *habitat* e nível de atividade das presas. Os comportamentos dos indivíduos foram avaliados em microcosmos na ausência e na presença de cada um dos predadores, nativo (*Hoplias* sp. 2) e invasor (*Hoplerythrinus unitaeniatus*). Os comportamentos foram avaliados por 10 minutos, exceto o nível de atividade que foi avaliado por 2 minutos, para todos os indivíduos do aquário. Todos os comportamentos foram testados através de uma Anova Aninhada. Os comportamentos das presas apresentaram diferença significativa para o tratamento (predador), mas não para o fator aninhado (tempo/ indivíduos). Para os comportamentos uso do refúgio e indivíduos isolados (para as duas presas), e nível de atividade (para a presa *Moenkhausia sanctaefilomenae*) não houve diferença em relação ao tipo de predador e sim, entre a ausência e presença de um determinado predador. Sendo assim, as presas apenas reconheceram o perigo e responderam com comportamentos antipredação na presença de qualquer tipo de predador. Já para o comportamento segregação do *habitat*, as presas responderam mais efetivamente ao predador invasor. Considerando todos os comportamentos de evitação apresentados pelas presas, conclui-se que estas não apresentaram um comportamento ingênuo diante do predador invasor, como era esperado.

Palavras-chaves: Invasão, Antipredação, Ingenuidade da presa

PREDATOR-MEDIATED RESPONSES IN PREY: TESTING THE EFFECT OF INTRODUCED SPECIES

ABSTRACT

Individuals are able to alter aspects of their life history to lessen the danger of predation, especially their behavior. When invasive predators are introduced into a new environment, prey species may not recognize these predators and exhibit ineffective anti-predatory responses, thereby causing increased levels of predation and consequently profound transformations in the native community. This study aimed to evaluate the antipredatory behavior of two prey fish species, common in the littoral region of aquatic environments in a neotropical southern floodplain, in the presence of two species of piscivorous fish, one native and the other invasive to the origin of these prey. Prey was expected to exhibit more efficient behaviors in the presence of the native predator than in the presence of the invading predator. In order to do this, we evaluated the behaviors of refuge, shoal formation (isolated individuals), habitat segregation and level of activity of these prey. The behavior of the individuals was evaluated in microcosms in the absence and presence of each of the predators, the native (*Hoplias* sp. 2) and the invasive ones (*Hoplerhythrinus unitaeniatus*). Videos of the experiments were evaluated; the results of the first three behaviors over time (10 minutes) and activity level (2 minutes, all individuals) were tested with a Nested Anova. The prey behaviors showed a significant difference for the treatment (predator), but not for the nested factor (time/ individuals). For the use of the refuge and number of individuals isolated (for both prey), and activity level (for the prey *M. sanctaefilomenae*) there was no difference in relation to the type of predator, only between absence and presence of a particular predator. Prey recognized the danger and responded with antipredatory behavior in the presence of any type of predator. As for the habitat segregation behavior, prey responded more effectively to the invading predator, further segregating the habitat in the presence of this predator. Considering all avoidance behaviors presented by prey, we concluded that they did not present a naïveté behavior in front of the invasive predator.

Keywords: Invasion, Antipredation, Naive prey, naïveté hypothesis

3.1 INTRODUÇÃO

A predação exerce um papel predominante no comportamento de forrageio das presas (Ferrari et al., 2009). A presença do predador no ambiente afeta a interação entre as outras espécies (Sih & Christensen, 2001) e muitos aspectos individuais das presas, como a história de vida, morfologia, fisiologia, comportamento forrageador e dieta (Sih et al., 1995; Chivers & Smith, 1998; Dewitt et al., 1999; Sih & Christensen, 2001; Hoverman et al., 2005). A presa precisa balancear, através de seu comportamento, a necessidade de obter energia e fugir do risco de predação (Lima & Dill, 1990; Sih, 2011). Desta forma, a habilidade de reconhecer e responder adequadamente à ameaça da predação é crítica à sobrevivência e persistência das populações e presas (Lima 1998a), inclusive para a escolha de *habitats* específicos, o que requer que a presa identifique o risco de predação nos *habitats* disponíveis (Hossie & Murray, 2010).

Os peixes de água doce respondem a presença do predador utilizando uma ampla variedade de comportamentos antipredação (Dill et al., 2003; Werner & Peacor, 2003), entre eles o aumento no tempo de uso do refúgio (Lima & Dill, 1990; Lima, 1998b), segregação do *habitat* em relação ao predador (Werner et al., 1983), formação de cardumes (Pitcher & Parrish, 1993; Dupuch et al., 2009) e/ ou redução da atividade de forrageamento (Lima & Dill, 1990; Lima, 1998b; Kovalenko et al., 2010). Os peixes podem evitar ambientes com alto número de predadores ou pobre em refúgios, como as zonas pelágicas, para reduzir o risco de encontro com predadores (Dupuch et al., 2009). Em ambientes aquáticos continentais, o uso de bancos de macrófitas, devido ao seu alto nível de complexidade, serve de refúgio ao reduzir o encontro das presas com seus predadores (Savino & Stein, 1982; Diehl, 1988; Figueiredo et al., 2013, 2015a). Ainda, as presas podem simplesmente evitar os ambientes em que os predadores se encontram, selecionando um ambiente oposto, diminuindo assim o risco de predação (Kovalenko et al., 2010). A formação de cardumes também é uma tática antipredação, em que os indivíduos se beneficiam da cobertura oferecida por outros membros do grupo (Hamilton, 1971). Já a diminuição do nível de atividade das presas reduz a probabilidade de detecção pelo predador, sendo que o aumento do comportamento vigilante permite uma avaliação adequada do risco de predação (Lima, 1998b, Kovalenko et al. 2010).

Comportamentos antipredação são considerados resultantes da co-evolução entre predadores e presas, numa certa “corrida armamentista” (Martin, 2014). Por isso, quando um predador invasor passa a coexistir com espécies nativas, as presas podem

não apresentar comportamentos de reconhecimento e respostas tão eficientes quanto àqueles empregados em relação aos predadores nativos (Cox & Lima, 2006; Salo et al., 2007). Muitos estudos têm mostrado a ineficiência das respostas das presas diante de predadores invasores (Shave et al., 1994; Smith et al., 2008; Martin, 2014), o que causa rápida e profundas alterações na estrutura e organização da comunidade nativa (Pelicice & Agostinho, 2009; Pelicice et al., 2015). Assim, a hipótese da presa ingênua prediz que essa menor eficiência na resposta frente a predadores invasores ocorre porque as espécies não possuem história evolutiva comum (Cox & Lima, 2006; Kovalenko et al., 2010, Martin, 2014). Como o número de invasões biológicas ainda é crescente e as interações que as espécies invasoras desenvolvem com a comunidade nativa é complexa, pesquisas experimentais que identifiquem estas interações e suas consequências são particularmente valiosas (Kiesecker & Blaustain, 1998; Johnson et al., 2009), especialmente para organismos de água doce, que representam um dos grupos mais ameaçados pelas invasões biológicas (Dudgeon et al., 2006).

Assim, esse trabalho teve como objetivo avaliar o comportamento antipredação de duas espécies de peixes presas (*Moenkhausia sanctaefilomenae* e *Astyanax altiparanae*), comuns na região litorânea de ambientes aquáticos de uma planície de inundação neotropical, a do alto rio Paraná, na presença de duas espécies de peixes piscívoros, uma nativa e outra invasora, utilizando uma abordagem experimental. Espera-se que as presas exibam comportamentos antipredação mais eficientes na presença do predador nativo do que na presença do predador invasor, apresentando uma maior proporção de indivíduos utilizando o refúgio, formando cardumes, segregando o *habitat* e diminuindo o nível de atividade. Para isso, selecionamos dois predadores como modelo: *Hoplerythrinus unitaeniatus* (invasor na bacia do alto rio Paraná, nativo das bacias Amazônica, Orinoco, Guianas, São Francisco e baixo rio Paraná; Graça & Pavanelli, 2007) e *Hoplias* sp.2 (nativo da bacia do alto rio Paraná) (Hahn et al., 2004).

3.2 MATERIAIS E MÉTODOS

Os predadores usados como modelo no experimento foram os Erythrinidae *Hoplerythrinus unitaeniatus* (invasor) e *Hoplias* sp.2 (nativo). Duas hipóteses explicam a ocorrência de *H. unitaeniatus* no alto rio Paraná: introdução deliberada ou acidental (uso como iscas-vivas na pesca amadora) ou o sucesso após a inundação dos Saltos de Sete Quedas, uma barreira natural inundada com a construção do reservatório da usina hidrelétrica de Itaipu (Graça & Pavanelli, 2007; Langeani et al., 2007; Júlio Jr. et al.,

2009). As duas espécies apresentam semelhanças morfológicas e estratégia de forrageamento do tipo emboscada (Almeida et al., 1997; Luz-Agostinho et al., 2008). *Hoplias* sp.2 estava inserida, até pouco tempo, no grupo *Hoplias* gr. *malabaricus*, mas possui morfotipo bem definido em relação às outras espécies do grupo (Bifi, 2013).

Como modelo de presas foram utilizados os Characidae *Astyanax altiparanae* Garutti & Britski 2000 e *Moenkhausia sanctaefilomenae* (Steindachner 1907), que apresentam a morfologia distinta, em especial a altura do corpo. As espécies de presas foram selecionadas em experimento piloto, sendo que, entre as quatro espécies utilizadas, a mais predada *M. sanctaefilomenae* e a menos predada *A. altiparanae*, pelos dois predadores em questão. Com essa escolha, infere-se que as estratégias para evitar a predação são bem diferentes entre elas, e que são modelos ideais para testar as hipóteses propostas nesse trabalho. Os predadores (*H. unitaeniatus*: 17,26 cm \pm 3,37; *Hoplias* sp.2: 19,00 cm \pm 2,05) e as presas (*A. altiparanae*: 3,20 cm \pm 0,55; *M. sanctaefilomenae*: 2,85 cm \pm 0,40) apresentaram comprimentos padronizados e adequados para os testes conduzidos nos aquários.

Os predadores foram coletados com vara de pesca, na região do rio Baía, enquanto as presas foram coletadas com rede de arrasto nos rios Baía e Paraná, integrantes da planície de inundação do alto rio Paraná (Fig. 1). As espécies de peixes foram mantidas, separadamente, em microcosmos para aclimação durante 10 dias (e.g. Petry et al., 2007). Os predadores foram alimentados com peixes nos dois primeiros dias e depois não receberam alimento até o dia do experimento (jejum de 8 dias); já as presas foram alimentadas todos os dias com ração comercial para peixes.

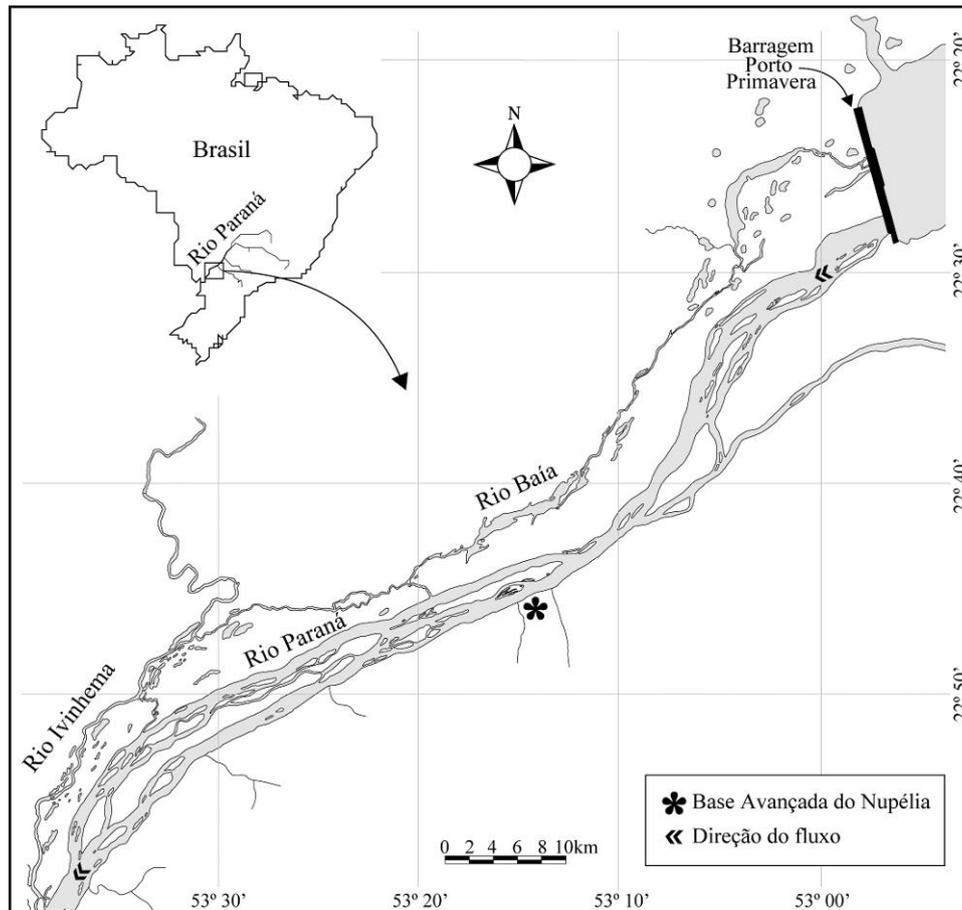


Fig. 1 Área de estudo mostrando os três rios que compõe a planície de inundação do alto rio Paraná (rios Ivinhema, Baía e Paraná) e em detalhe, o local onde o experimento foi conduzido (base avançada de pesquisas do Nupélia). Fonte: Pereira, Jaime Luiz Lopes, 2015.

3.2.1 Procedimento experimental

O experimento foi realizado em microcosmos de 200 L, instalados na Base Avançada do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia), localizada na cidade de Porto Rico – Paraná (Fig. 1). A estrutura foi composta por aquários que receberam água do rio Paraná e foram constantemente oxigenadas com bombas submersas, além de uma lâmpada que simulava a iluminação natural. Cada aquário foi coberto com uma tela flexível para evitar o escape dos peixes. Para minimizar as perturbações visuais externas, os aquários foram individualmente isolados com uma barreira de tecido (TNT) e, através de uma pequena abertura no tecido, uma câmera (*webcam Full Hd Logitech*) foi instalada, para que os tratamentos fossem filmados.

Para a realização do experimento foram simulados ambientes próximos do natural, com profundidade constante e presença de macrófitas aquáticas submersas (simulando refúgio). As espécies de presas foram avaliadas na ausência e também na presença dos predadores nativos e não nativos, utilizando todas as combinações possíveis. Para cada tratamento foram realizadas quatro réplicas das 8 combinações possíveis entre, (1) Ausência do predador A ou B + Presa a ou b; (2) Presença do predador A ou B + Presa a ou b, totalizando 32 observações.

Para iniciar o experimento foram adicionados, em cada tratamento, seis indivíduos de uma das presas (*M. sanctaefilomenae* ou *A. altiparanae*), para possibilitar a formação de cardumes. As presas foram aclimatadas durante 30 minutos nos microcosmos e as condições de iluminação simulavam o período diurno. Após a aclimação, os comportamentos das presas foram gravados por 10 minutos. Em seguida, um indivíduo da espécie de predador (invasor ou nativo) foi adicionado e os comportamentos foram gravados por mais 10 minutos. Os tratamentos foram designados e testados aleatoriamente e nenhum indivíduo participou mais de uma vez de qualquer etapa do experimento.

3.2.2 Avaliação dos comportamentos

Para avaliar os vídeos e quantificar os comportamentos uso do refúgio, formação de cardumes e segregação de *habitat* foram selecionados frames a cada 30 segundos de cada vídeo, sendo que o primeiro minuto de cada vídeo não foi analisado, devido às perturbações iniciais da inserção do predador no microcosmo. Para os vídeos no tratamento ausência de predador também foi utilizada esta metodologia, com objetivo de padronizar o número de frames por vídeo.

Para o uso do refúgio, em cada frame foi quantificado o número de indivíduos por *habitat* (área vegetada/ área não-vegetada). Foi considerado uso do refúgio quando os indivíduos estavam dentro ou bem próximos ao banco de macrófitas. Para o comportamento formação de cardumes, foi quantificado o número de indivíduos isolados em cada frame. Neste comportamento, quanto menor o número de indivíduos isolados, maior o número de indivíduos utilizando o comportamento de formação de cardumes. De acordo com Croft et al. (2003), o agrupamento de dois indivíduos ou mais indivíduos é considerado um cardume e mais de um cardume pode ser formado. Para o comportamento segregação do *habitat*, a tela do vídeo foi dividida em dois quadrantes e foi quantificado o número de indivíduos que estavam do lado oposto ao do predador.

Ainda, se o predador estivesse na posição de frente para a câmera, as presas que estivessem no fundo do aquário também eram consideradas segregando o *habitat*. Estes três comportamentos foram padronizados em proporção [(Número de indivíduos/ Total de indivíduos)*100].

O nível de atividade das presas foi avaliado considerando o vídeo em movimento, na presença e ausência do predador. O primeiro minuto do vídeo também foi descartado para analisar esse comportamento. Após o primeiro minuto, cada indivíduo foi observado continuamente por dois minutos. A tela do vídeo foi dividida em quatro quadrantes (utilizando a função *Wall* do programa *VLC Media Player*) e, assim, foi quantificado o número de vezes que cada indivíduo (animal focal) cruzava de um quadrante para o outro. Todos os comportamentos e métodos de análise estão sintetizados na Tabela 1.

3.2.3 Análise de dados

Os comportamentos uso do refúgio, formação de cardumes e nível de atividade foram comparados separadamente na ausência e presença dos predadores. A avaliação dos comportamentos foi realizada com os mesmos indivíduos de presas, em um desenho experimental pareado do tipo antes/depois, assim, os indivíduos servem como seus próprios controles no experimento (para mais detalhes ver Nannini & Belck, 2006). Essa abordagem foi utilizada para avaliar se as presas alteram ou mantêm o comportamento na presença do predador, exceto para o comportamento segregação de *habitat*, para o qual o predador precisa estar presente no mesmo ambiente que a presa.

Todos os comportamentos tiveram suas diferenças testadas utilizando a Análise de Variância Aninhada (*Nested ANOVA*). Os comportamentos de cada presa foram avaliados separadamente. Para os comportamentos uso do refúgio, formação de cardumes e segregação do *habitat*, as medidas das respostas ao longo do tempo foram consideradas um fator aninhado ao tratamento (ausência e presença dos predadores nativo e invasor). Para o comportamento segregação de *habitat*, o tratamento apresentou apenas dois níveis (presença dos predadores nativo e invasor). Já para o comportamento nível de atividade, o aninhamento se deu, do nível mais baixo para o mais alto, em indivíduos dentro de cada tratamento (ausência e presença dos predadores nativo ou invasor; 4 níveis). Essa abordagem permitiu comparações entre os fatores e seu aninhamento, controlando a relação de semelhança entre os níveis de cada fator. Quando os fatores e/ou suas interações apresentaram significância, foi aplicado o teste

post-hoc de Tukey HSD. As análises e gráficos foram feitos utilizando o software Statistica 7.0TM (StatSoft, 2011).

Tab. 1 Variáveis comportamentais registradas para avaliar as respostas de evitação das presas em relação aos predadores invasor e nativo, considerando suas especificidades.

Comportamento da presa	Definição	Tratamento	Sujeito	Método de análise	Análise de dados
Uso do refúgio	Porcentagem de indivíduos que utilizam o refúgio	Ausência e Presença	Qualquer peixe, todas as ocorrências	Frames	ANOVA aninhada
Formação de cardumes	Porcentagem de indivíduos isolados	Ausência e Presença	Qualquer peixe, todas as ocorrências	Frames	ANOVA aninhada
Segregação do <i>habitat</i>	Porcentagem de indivíduos no <i>habitat</i> oposto ao que se encontra o predador	Presença	Qualquer peixe, todas as ocorrências	Frames	ANOVA aninhada
Nível de atividade	Número de vezes que o indivíduo cruza os quadrantes	Ausência e Presença	Animal focal (todos)	2 minutos contínuos	ANOVA aninhada

3.3 RESULTADOS

Para o comportamento uso de refúgio, a proporção de presas *M. sanctaefilomenae* utilizando o refúgio apresentou diferenças significativas apenas para o fator tratamento (predador) ($F_{(3, 228)} = 25,47$; $p < 0,01$), não apresentando diferenças significativas para o fator aninhado (tempo) ($F_{(72, 228)} = 0,59$; $p > 0,05$). Em média, os indivíduos de *M. sanctaefilomenae* utilizaram mais o refúgio na ausência dos predadores do que na presença dos predadores (Fig. 2A). O teste *post hoc* indicou diferenças significativas entre todos os pares, exceto entre ausência do predador invasor e ausência de predador nativo ($p < 0,005$) (Fig. 2A). A proporção do uso do refúgio por *A. altiparanae* também apresentou diferenças significativas apenas para o tratamento ($F_{(3, 228)} = 16,26$; $p < 0,01$), e não para o fator aninhado ($F_{(72, 228)} = 0,48$; $p > 0,05$). Em média, os indivíduos de *A. altiparanae* utilizaram mais o refúgio na ausência dos predadores, do que na presença destes (Fig. 2B). O teste *post hoc* indicou, em geral, que o uso de refúgio na ausência de predador diferiu significativamente da presença de qualquer um dos predadores ($p < 0,05$). Além disso, através da análise qualitativa dos vídeos, verificou-se que os predadores movimentaram-se bastante no microcosmo e em muitos momentos permaneciam próximos dos bancos de macrófitas, local utilizado como refúgio pelas presas.

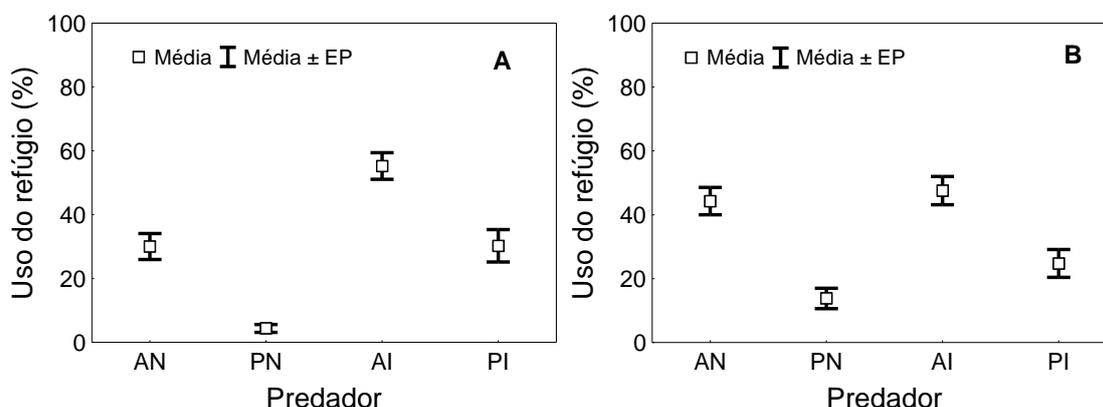


Fig. 2 Proporção do uso do refúgio pelas presas (A) *Moenkhausia sanctaefilomenae* e (B) *Astyanax altiparanae* na ausência e presença dos predadores *Hoplias* sp2 (Nativo) e *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Invasor) durante o experimento (AN = Ausência Nativo; PN = Presença Nativo; AI = Ausência Invasor; PI = Presença Invasor).

A proporção de indivíduos isolados apresentou diferenças significativas para o fator tratamento, para ambas as presas (*M. sanctaefilomenae*: $F_{(3, 228)} = 8,27$; $p < 0,01$; e

A. altiparanae: $F_{(3, 228)} = 7,65$; $p < 0,01$), mas não para o fator aninhado (tempo) (*M. sanctaefilomenae*: $F_{(72, 228)} = 0,98$; $p > 0,05$; e *A. altiparanae*: $F_{(72,228)} = 0,74$; $p > 0,05$). Em média, as presas ficaram mais isoladas na ausência dos predadores do que na presença destes (Fig. 3A para *M. sanctaefilomenae*; Fig. 3B para *A. altiparanae*), ou seja, na presença do invasor, as presas apresentaram maior formação de cardumes. Para a presa *M. sanctaefilomenae*, o teste *post hoc* indicou diferenças significativas entre o nível presença do predador invasor em relação a ausência dos dois predadores ($p < 0,01$) (Fig. 3A). Já para *A. altiparanae*, a proporção de indivíduos isolados na ausência do predador nativo diferiu significativamente da presença desse mesmo predador ($p < 0,01$), enquanto que a proporção de indivíduos isolados na ausência do predador invasor diferiu estatisticamente da presença de ambos predadores ($p < 0,01$) (Fig. 3B).

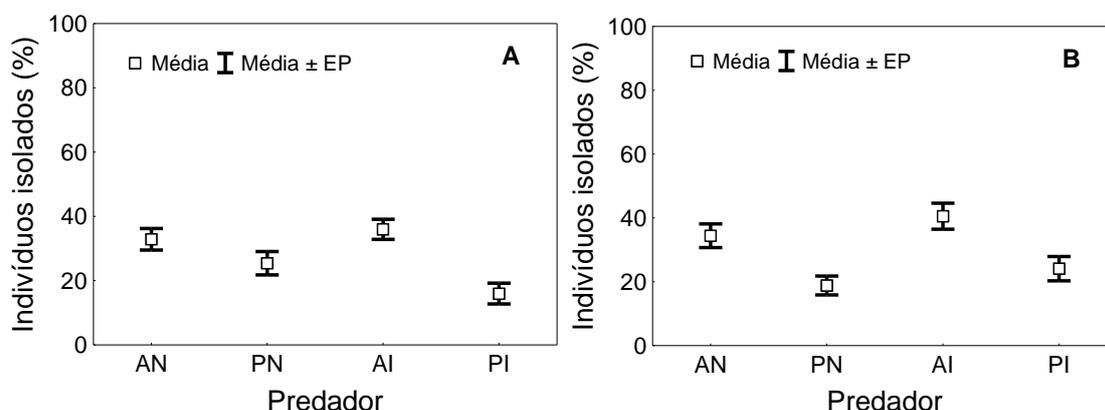


Fig. 3 Proporção de indivíduos isolados das presas (A) *Moenkhausia sanctaefilomenae* e (B) *Astyanax altiparanae* na ausência e presença dos predadores *Hoplias* sp2 (Nativo) e *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Invasor) durante o experimento (AN = Ausência Nativo; PN = Presença Nativo; AI = Ausência Invasor; PI = Presença Invasor).

A proporção de presas segregando o *habitat* em relação ao predador apresentou diferenças estatísticas significativas para o tratamento (predador), para ambas as presas (*M. sanctaefilomenae*: $F_{(1, 114)} = 55,21$; $p < 0,01$; e *A. altiparanae*: $F_{(1, 114)} = 5,61$; $p = 0,02$), mas não diferiu para o fator aninhado (tempo) (*M. sanctaefilomenae*: $F_{(36, 114)} = 0,72$; $p > 0,05$; e *A. altiparanae*: $F_{(36, 114)} = 0,68$; $p > 0,05$). O teste *post hoc* indicou que, para ambas as presas, a proporção de indivíduos segregando o *habitat* na presença do predador invasor foi maior do que na presença do predador nativo, apresentando diferenças significativas ($p < 0,01$) (Fig. 4A para *M. sanctaefilomenae*; Fig. 4B para *A. altiparanae*).

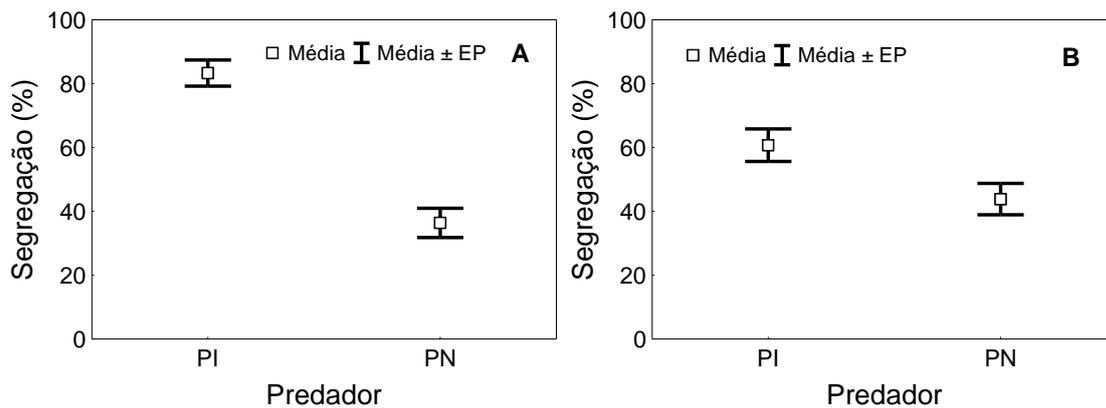


Fig. 4 Proporção de indivíduos segregando o *habitat* (do lado oposto do predador) das presas (A) *Moenkhausia sanctaefilomenae* e (B) *Astyanax altiparanae* na presença dos predadores *Hoplias* sp2 (Nativo) e *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Invasor) durante o experimento (AN = Ausência Nativo; PN = Presença Nativo; AI = Ausência Invasor; PI = Presença Invasor).

O nível de atividade de ambas as presas também apresentou diferença significativa para o tratamento (predador) (*M. sanctaefilomenae*: $F_{(3,72)} = 18,61$; $p < 0,001$; e *A. altiparanae*: $F_{(3,20)} = 13,40$; $p < 0,001$), mas não apresentou diferenças para o fator aninhado (indivíduos) (*M. sanctaefilomenae*: $F_{(20, 72)} = 0,64$; $p = 0,87$; e *A. altiparanae*: $F_{(20,72)} = 0,23$; $p = 0,99$). Para *M. sanctaefilomenae*, a média do nível de atividade dos indivíduos na ausência do predador invasor foi a maior comparando com os outros níveis ($p < 0,05$) (Fig. 5A). No caso de *A. altiparanae*, o nível de atividade na ausência do predador invasor diferiu significativamente do nível de atividade na ausência e na presença do predador nativo ($p < 0,001$); e o nível de atividade na presença do predador invasor também apresentou diferenças significativas para os mesmos níveis ($p < 0,001$) (Fig. 8B). Estes resultados demonstram que os indivíduos de *A. altiparanae* foram ativos independentemente da presença ou ausência de predador. Além disso, essa espécie demonstrou ser bem mais ativa do que a espécie *M. sanctaefilomenae*.

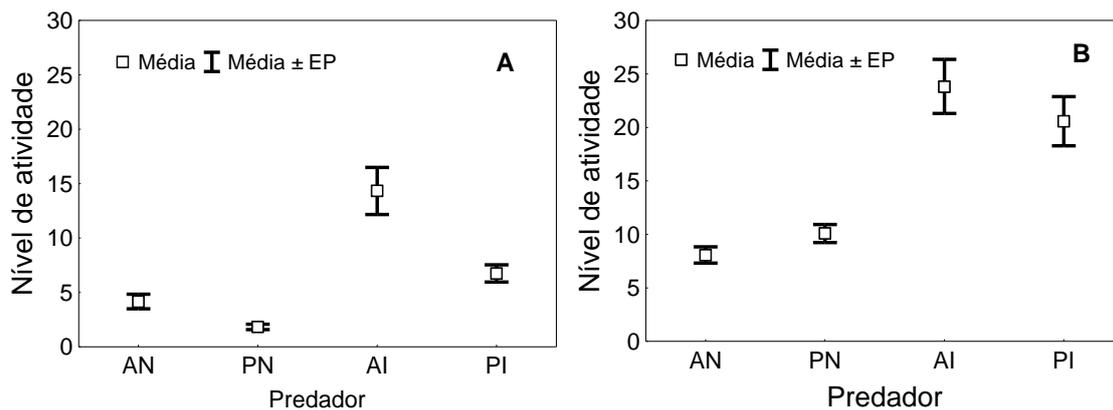


Fig. 5 Nível de atividade das presas (A) *Moenkhausia sanctaefilomenae* e (B) *Astyanax altiparanae* na presença dos predadores *Hoplias* sp2 (Nativo) e *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Invasor) durante o experimento (AN = Ausência Nativo; PN = Presença Nativo; AI = Ausência Invasor; PI = Presença Invasor).

3.4 DISCUSSÃO

As espécies de presas exibiram respostas antipredação diferentes para os predadores nativo e invasor. Apesar disso, não foram observados comportamentos mais eficazes na presença do predador nativo. As duas presas apresentaram algum comportamento de evitar o predador sempre que estivessem presentes, independentemente de ser nativo ou invasor. Desta forma, a hipótese de presa ingênua foi refutada para as espécies de presas e predadores utilizados.

Os comportamentos de evitação efetivamente utilizados foram formação de cardumes e segregação de *habitat*, para ambas as presas, e diminuição no nível de atividade apenas para *M. sanctaefilomenae*. Já o uso do refúgio não foi um comportamento efetivo para evitar os predadores, pois as presas utilizaram mais o refúgio na ausência deles. Estudos experimentais apresentaram respostas opostas, mostrando a eficiência do refúgio contra a predação (Sih, 1987; Bean & Winfield, 1995; Persson & Eklov, 1995; Stuart-Smith et al., 2008). Em um experimento com *Serrapinnus notomelas* (Eigenmann 1915), essa espécie utilizou o refúgio até mesmo na ausência do predador, mas na presença do predador o uso do refúgio foi maior (Figueiredo et al., 2015b). Em ambientes naturais, também já foi demonstrado que as macrófitas são usadas como refúgio por muitas espécies de peixes de pequeno porte (Agostinho et al., 2007; Gomes et al., 2012; Lopes et al., 2015). O pouco uso do refúgio pelas presas no experimento aqui apresentado pode ser associado a duas hipóteses: (a) a densidade e estrutura espacial apresentada pelas macrófitas (Crowder & Cooper, 1982;

Gotceitas & Colgan, 1987; Lopes et al., 2015) e (b) o uso do refúgio pelos predadores piscívoros (Kovalenko et al., 2010). Assim, acredita-se que o *habitat* utilizado no experimento não apresentava as conformações adequadas para as presas se sentirem seguras na presença dos predadores. Ainda, observações durante o experimento demonstraram que os predadores se movimentaram e se mantiveram próximos ao refúgio, alterando o comportamento natural das presas aqui estudadas. Isso aconteceu, provavelmente, porque ambos predadores utilizados neste experimento têm como *habitat* preferencial os bancos de macrófitas submersas, localizados na região litorânea, e comportamento de forrageamento do tipo emboscadora (Almeida et al., 1997; Luz-Agostinho et al., 2008). Essas características de história de vida justificam a preferência os predadores (nativa e invasora) em ficar próximo do refúgio, apesar deste não apresentar conformidades adequadas para o uso das mesmas (limitações do microcosmo). Assim, com a presença dos predadores próximos aos refúgios simulados, as presas utilizaram menos estes locais, preferindo localizar-se no ambiente oposto ao seu predador. Alguns estudos têm avaliado o uso do refúgio por presas apenas com estímulos químicos ao invés da presença física do predador, para que o comportamento de segregação de *habitat* não influencie na resposta (Kovalenko et al., 2010, Figueiredo et al., 2015b). Sendo assim, constatamos que o comportamento de segregação de *habitat* e uso de refúgio estiveram diretamente ligados no experimento, sendo que o aumento da segregação do *habitat* pelas presas na presença do predador invasor está diretamente relacionado ao fato desse predador preferir a área com refúgio, permanecendo nela por mais tempo ao longo do experimento.

Quando consideramos o comportamento de formação de cardumes ao longo de todo experimento, as duas presas apresentaram as proporções de indivíduos isolados bem semelhantes entre si na ausência dos predadores. Com a ausência do perigo de predação, os indivíduos ficam mais ativos forrageando no ambiente (Lima & Dill, 1990). Já na presença de qualquer tipo de perigo, as presas ficaram menos isoladas, formando cardumes. Durante as análises contínuas dos vídeos, foi observado que, quando os sinais de ameaça eram continuados, os indivíduos das duas espécies se dispersavam aleatoriamente, conduzindo a uma fragmentação total do grupo. Esse comportamento já havia sido reportado em outro estudo para *Astyanax altiparanae* (Suzuki & Orsi, 2008).

O nível de atividade de *M. sanctaefilomenae* foi menor na presença dos predadores do que em sua ausência, assim como foi reportado em outros estudos

experimentais (Lima, 1998b; Kovalenko et al., 2010). A diminuição da atividade e o aumento no comportamento de vigilância é uma das táticas antipredação mais utilizadas pelas presas (Lima & Dill 1990; Lautala & Hirvonen, 2008; Ferrari et al., 2009). Já os indivíduos da espécie *A. altiparanae* apresentaram comportamento diferente, sendo mais ativos ao longo do experimento. Esse comportamento mais ativo de *A. altiparanae* também já foi reportado em outro estudo (Suzuki & Orsi, 2008). Este comportamento pode ter sido responsável em selecionar *A. altiparanae* como a espécie menos predada e *M. sanctaefilomenae* como a mais predada no experimento piloto. Na ausência de um refúgio adequado, a característica mais ativa de *A. altiparanae* pode ter favorecido a espécie, ou seja, ela pode ser considerada uma espécie ousada (Bold; *sensu* Wilson et al., 1993), enquanto que *M. sanctaefilomenae* não é muito ativa e, portanto, não seria uma espécie tão ousada quanto a outra, ou seja, mais tímida (Shy; *sensu* Wilson et al., 1993).

Considerando todos os comportamentos de antipredação testados nos experimentos conduzidos nesse estudo, pode-se afirmar que as duas espécies de presas (*M. sanctaefilomenae* e *A. altiparanae*) não apresentaram comportamento ingênuo diante do predador invasor. Algumas hipóteses foram levantadas para estes comportamentos observados experimentalmente: i) o tempo que *Hoplerthrinus unitaeniatus* invadiu a bacia foi suficiente para que as presas tenham aprendido o comportamento desse predador e, portanto, sabem como evitar encontros com ela; ii) a similaridade morfológica dos predadores, pertencentes aos Erythrinidae, pode favorecer o reconhecimento das presas, em relação ao predador invasor, apresentando, assim, uma resposta adequada para se defender (Cox & Lima, 2006). Em relação aos predadores nativo e invasor, serão necessários outros estudos para avaliar seus comportamentos durante a predação, para que seja possível correlacioná-los às táticas defensivas das presas. Ainda, acredita-se que o reconhecimento e os comportamentos efetivos das presas em evitar predadores anteriormente desconhecidos podem ser inatos ou aprendidos. As presas provavelmente possuem uma capacidade inata para respostas antipredação gerais, que são eficazes para qualquer predador. Sendo assim, acredita-se que estudos comportamentais podem contribuir para um melhor entendimento da interação dos peixes com o seu ambiente e ainda servir de base a estudos científicos posteriores, inclusive direcionados a conservação de espécies.

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A. A., S. M. Thomaz, L. C. Gomes, & S. L. S. M. A. Baltar, 2007. Influence of the macrophyte *Eichhornia azurea* on fish assemblage of the Upper Paraná River floodplain (Brazil). *Aquatic Ecology* 41: 611–619.
- Almeida, V. L. L. de, N. S. Hahn, & A. E. A. de M. Vazzoler, 1997. Feeding patterns in five predatory fishes of the high Parana River floodplain (PR, Brazil). *Ecology of Freshwater Fish* 6: 123–133.
- Bean, C. W., & I. J. Winfield, 1995. Habitat use and activity patterns of roach (*Rutilus rutilus* (L.)), rudd (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)), perch (*Perca fluviatilis* L.) and pike (*Esox lucius* L.) in the laboratory: the role of predation threat and structural complexity. *Ecology of Freshwater Fish* 4: 37–46.
- Bifi, A. G. Revisão taxonômica das espécies do grupo *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Characiformes: Erythrinidae) da bacia do rio do Prata. Maringá: Universidade Estadual de Maringá. 52p.
- Chivers, D. P. & R. J. F. Smith, 1998. Chemical alarm signalling in aquatic predator–prey systems: a review and prospectus. *Ecoscience* 5, 338–352.
- Cox, J. G., & S. L. Lima, 2006. Naivetè and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 674–680.
- Croft, D. P., B. J. Arrowsmith, J. Bielby, K. Skinner, E. White, I. D. Couzin, A. E. Magurran, I. Ramnarine & J. Krause, 2003. Mechanisms underlying shoal composition in the Trinidadian guppy, *Poecilia reticulata*. *Oikos* 100: 429-438.
- Crowder, L. B., & W. E. Cooper, 1982. Habitat structural complexity and the interaction between bluegill and their prey. *Ecology* 63: 1802–1813.
- DeWitt, T. J., A. Sih, & J. A. Hucko, 1999. Trait compensation and cospecialization in a freshwater snail: size, shape and antipredator behaviour. *Animal Behaviour* 58: 397–407, <http://www.idealibrary.com>.
- Diehl, S., 1988. Foraging Efficiency of Three Freshwater Fishes: Effects of Structural Complexity and Light. *Oikos* 53: 207–214.
- Dill, L. M., M. R. Heithaus, & C. J. Walters, 2003. Behaviorally mediated indirect interactions in marine communities and their conservation implications. *Ecology* 84: 1151–1157, [http://www.esajournals.org/doi/pdf/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[1151:BMIIM\]2.0.CO;2](http://www.esajournals.org/doi/pdf/10.1890/0012-9658(2003)084[1151:BMIIM]2.0.CO;2).

- Dudgeon D., A. H. Arthington, M. O. Gessner, Z. Kawabata, D. J. Knowler, C. Lévêque et al., 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81: 163-182.
- Dupuch, A., P. Mangan, A. Bertolo, L. M. Dill, & M. Proulx, 2009. Does predation risk influence habitat use by northern redbelly dace *Phoxinus eos* at different spatial scales? *Journal of Fish Biology* 74: 1371–1382.
- Ferrari, M. C. O., A. Sih, & D. P. Chivers, 2009. The paradox of risk allocation: a review and prospectus. *Animal Behaviour* 78: 579–585, <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.05.034>.
- Figueiredo, B. R. S., R. P. Mormul, & E. Benedito, 2013. Non-additive effects of macrophyte cover and turbidity on predator-prey interactions involving an invertivorous fish and different prey types. *Hydrobiologia* 716: 21–28.
- Figueiredo, B. R. S., R. P. Mormul, & E. Benedito, 2015a. Structural complexity and turbidity do not interact to influence predation rate and prey selectivity by a small visually feeding fish. *Marine and Freshwater Research* 66: 170–176.
- Figueiredo, B. R. S., R. P. Mormul, & S. M. Thomaz, 2015b. 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.
- Gomes, L. C., C. K. Bulla, A. A. Agostinho, L. P. Vasconcelos, & L. E. Miranda, 2012. Fish assemblage dynamics in a Neotropical floodplain relative to aquatic macrophytes and the homogenizing effect of a flood pulse. *Hydrobiologia* 685: 97–107.
- Gotelli, N. J., & A. M. Ellison. *Princípios de estatística em ecologia*. Artmed: 327-332.
- Gotceitas V., P. Colgan ,1987. Selection between densities of artificial vegetation by young bluegills avoiding predation. *Transactions of the American Fisheries Society* 116: 40–49
- Graça, W. J., & C. S. Pavanelli, 2007. Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. EDUEM, Maringá.
- Hahn, N. S., R. Fugi, & I. F. Andrian, 2004. Trophic ecology of the fish assemblages In Thomaz, S. M., A. A. Agostinho, & N. S. Hahn (eds), *The Upper Parana River and its Floodplain*. Backhuys Publishers: 247–270.
- Hamilton, W. D., 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology* 31: 295–311.
- Hossie, T. J., & D. L. Murray, 2010. You can't run but you can hide: refuge use in frog tadpoles elicits density-dependent predation by dragonfly larvae. *Oecologia* 163: 395–404.

- Hoverman, J. T., J. R. Auld, & R. A. Relyea, 2005. Putting prey back together again: integrating predator-induced behavior, morphology, and life history. *Oecologia* 144: 481–491.
- Johnson, P. T. J., J. D. Olden, C. T. Solomon, & M. J. Vander Zanden, 2009. Interactions among invaders: community and ecosystem effects of multiple invasive species in an experimental aquatic system. *Oecologia* 159: 161–170.
- Júlio Jr., H. F., C. D. Tós, Ângelo Antonio Agostinho, & C. S. Pavanelli, 2009. A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the upper rio Paraná basin. *Neotropical Ichthyology* 7: 709–718.
- Kiesecker, J. M., & A. R. Blaustein, 1998. Effects of Introduced Bullfrogs and Smallmouth Bass on Microhabitat Use, Growth, and Survival of Native Red-Legged Frogs (*Rana aurora*). *Conservation Biology* 12: 776–787.
- Kovalenko, K. E., E. D. Dibble, A. A. Agostinho, & F. M. Pelicice, 2010. Recognition of non-native peacock bass, *Cichla kelberi* by native prey: testing the naivete hypothesis. *Biological Invasions* 12: 3071–3080.
- Langeani F, Castro RMC, Oyakawa OT, Shibatta OA, Pavanelli CS, Casatti L. 2007. Diversidade da ictiofauna do Alto Rio Paraná: composição atual e perspectivas futuras. *Biota Neotropica* 7: 181–197.
- Lautala, T., & H. Hirvonen, 2008. Antipredator behaviour of naive *Arctic charr* young in the presence of predator odours and conspecific alarm cues. *Ecology of Freshwater Fish* 17: 78–85.
- Lima S. L. 1998a. Stress and decision making under the risk of predation: recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. *Advances in the Study of Behavior* 27:215–290.
- Lima, S. L., 1998b. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *BioScience* 48: 25–34.
- Lima, S. L., & L. M. Dill, 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619–640, <http://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/z90-092>.
- Lopes, T. M., E. R. Cunha, J. C. B. Silva, R. D. L. Behrend, & L. C. Gomes, 2015. Dense macrophytes influence the horizontal distribution of fish in floodplain lakes. *Environmental Biology of Fishes* 98: 1741–1755.
- Luz-Agostinho, K. D. G., A. A. Agostinho, L. C. Gomes, & H. F. Júlio Jr., 2008. Influence of flood pulses on diet composition and trophic relationships among piscivorous fish in the upper Parana River floodplain. *Hydrobiologia* 607: 187–198.

Martin, C. W., 2014. Naïve prey exhibit reduced antipredator behavior and survivorship. *PeerJ* 2: e665, <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=4226725&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>.

Nannini, M. A., & M. C. Belk, 2006. Antipredator responses of two native stream fishes to an introduced predator: does similarity in morphology predict similarity in behavioural response? *Ecology of Freshwater Fish* 15: 453–463.

Pelicice, F. M., & A. A. Agostinho, 2009. Fish fauna destruction after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) in a Neotropical reservoir. *Biological Invasions* 11: 1789–1801.

Pelicice, F. M., J. D. Latini, & A. A. Agostinho, 2015. Fish fauna disassembly after the introduction of a voracious predator: main drivers and the role of the invader's demography. *Hydrobiologia* 746: 271–283.

Persson, L., & P. Eklov, 1995. Prey refuges affecting interactions between piscivorous perch and juvenile perch and roach. *Ecology* 76: 70–81.

Petry, A. C., A. A. Agostinho, P. A. Piana, & L. C. Gomes, 2007. Effects of temperature on prey consumption and growth in mass of juvenile trahira *Hoplias aff. malabaricus* (Bloch, 1794). *Journal of Fish Biology* 70: 1855–1864.

Pitcher, T. J., & J. K. Parrish, 1993. Functions of shoaling behaviour in teleosts In Pitcher, T. J. (ed), *Behavior of Teleost Fishes*. Chapman & Hall: 363–439.

Salo, P., E. Korpima, P. B. Banks, M. Nordstro, & C. R. Dickman, 2007. Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. *Proceedings of the Royal Society B* 274: 1237–1243.

Savino, J., & R. Stein, 1982. Predator-prey interaction between largemouth bass and bluegills as influenced by simulated, submersed vegetation. *Transactions of the American Fisheries Society* 111: 255–266, [http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1577/1548-8659\(1982\)111<255:PIBLBA>2.0.CO;2](http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1577/1548-8659(1982)111<255:PIBLBA>2.0.CO;2).

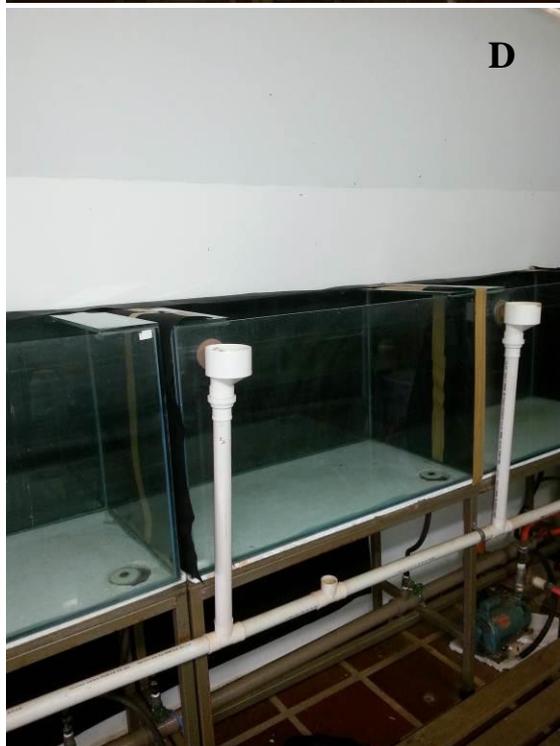
Shave, C. R., C. R. Townsend, & T. A. Crowl, 1994. Anti-predator behaviours of a freshwater crayfish (*Paranephrops zealandicus*) to a native and an introduced predator. *New Zealand Journal of Ecology* 18: 1–10.

Sih, A., 1987. Predators and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview. In: Kerfoot, W C., Sih, A. (eds.) *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. University Press New England, Hanover, p. 203-224

- Sih, A., & B. Christensen, 2001. Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Animal Behaviour* 61: 379–390.
- Smith, G. R., A. Boyd, C. B. Dayer, & K. E. Winter, 2008. Behavioral responses of American toad and bullfrog tadpoles to the presence of cues from the invasive fish, *Gambusia affinis*. *Biological Invasions* 10: 743–748.
- Stuart-Smith, R. D., R. W. G. White, & L. A. Barmuta, 2008. A shift in the habitat use pattern of a lentic galaxiid fish: an acute behavioural response to an introduced predator. *Environmental Biology of Fishes* 82: 93–100.
- Suzuki, F. M., & M. L. Orsi, 2008. Formação de cardumes por *Astyanax altiparanae* (Teleostei: Characidae) no Rio Congonhas, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 25: 566–569.
- Werner, E. E., J. F. Gilliam, D. J. Hall, & G. G. Mittelbach, 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 64: 1540–1548.
- Werner, E. E., & S. D. Peacor, 2003. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology* 84: 1083–1100.
- Wilson, D. S., K. Coleman, A. B. Clark, & L. Biederman, 1993. Shy-Bold Continuum In Pumpkinseed Sunfish (*Lepomis gibbosus*): An Ecological Study of a Psychological Trait. *Journal of Comparative Psychology*: 107(3): 250-260.

APÊNDICE B - Representação de algumas etapas do delineamento amostral.

A) Aquários utilizados para aclimação dos predadores e presas, em separado; B) Indivíduos de *Moenkhausia sanctaefilomenae* mantidos em aclimação antes do experimento; C) Preparação dos bancos de macrófitas, utilizados como áreas de refúgio nos experimentos; D) Aquários isolados com barreiras de tecidos (TNT) para evitar as perturbações externas durante o experimento.



4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Esta tese de doutorado avaliou questões dentro da ecologia com foco nas interações predador-presa. As interações foram avaliadas sob o aspecto da invasão de espécies, utilizando abordagem experimental.

No primeiro capítulo a interação predador-presa esteve focada no predador, sendo este uma espécie invasora na planície de inundação do alto rio Paraná. Este capítulo avaliou a dieta de *Astronostus crassipinnis* na planície de inundação do alto rio Paraná e sua capacidade de alterar seu comportamento alimentar em condições controladas. Os resultados demonstraram que adultos de *A. crassipinnis* são piscívoros em ambiente natural. Já em condições controladas a espécie alterou seu comportamento alimentar, com maior preferência por *Macrobrachium amazonicum* (camarão) em relação à *Moenkhausia sanctaefilomenae* (peixe). Quando comparada a preferência alimentar de uma espécie nativa (*Hoplias* sp.2), também piscívora em ambiente natural, esta manteve sua preferência por peixes em ambiente controlado. Assim, conclui-se que a espécie invasora apresentou oportunismo trófico, sendo capaz de se estabelecer com facilidade no ambiente introduzido, mesmo quando suas presas preferenciais estiverem pouco abundantes ou não disponíveis para o consumo.

Já no segundo capítulo a avaliação das interações predador-presa esteve focada nas presas. Este avaliou o comportamento antipredação apresentado por duas espécies de peixes (presas), comuns na região litorânea da planície de inundação do alto rio Paraná, na presença de duas espécies de peixes piscívoros (predadores), um nativo e outro invasor ao local de origem destes peixes. Comparando os comportamentos antipredação apresentados pelas presas, este estudo buscou identificar comportamentos ingênuos diante do predador invasor. Os resultados demonstraram que para alguns comportamentos as presas não apresentaram diferenças em relação ao tipo de predador, apenas reconheceram o perigo independente do status do predador. Ainda, as presas não apresentaram um comportamento ingênuo diante do predador invasor.

Apesar da ameaça eminente de espécies invasoras, nem sempre seus aspectos negativos podem ser detectados em condições experimentais, como observado no segundo capítulo. Mesmo assim, não devemos assumir que a espécie não apresenta outros impactos nocivos para comunidade de espécies nativas. Já o primeiro capítulo identificou um efeito negativo da espécie invasora no ambiente, alertando sobre o oportunismo trófico desta espécie, que pode estar se aproveitando de determinadas condições para se estabelecer na planície de inundação. Muito ainda é preciso avaliar

sobre a ecologia e biologia destas espécies, mas seus possíveis impactos devem ser considerados e medidas mitigadoras devem ser providenciadas.

Os estudos em ecologia de invasões são muito complexos e ainda existem diversos aspectos biológicos e ecológicos a serem avaliados para que se compreenda de forma holística como as espécies invasoras se integram e interagem no ambiente invadido. Seus possíveis impactos não podem ser negligenciados e medidas de proteção e mitigação sobre as assembleias nativas devem sempre estar em pauta ao tratarmos de sua conservação.