

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

EVELINE DE ALMEIDA FERREIRA

**Mecanismos associados aos padrões de distribuição de peixes
não nativos em reservatórios neotropicais**

Maringá
2012

EVELINE DE ALMEIDA FERREIRA

**Mecanismos associados aos padrões de distribuição de peixes
não nativos em reservatórios neotropicais**

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

Coorientador: Prof. Dr. Rodrigo Fernandes

Maringá
2012

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

F383m Ferreira, Eveline de Almeida, 1982-
Mecanismos associados aos padrões de distribuição de peixes não nativos em reservatórios neotropicais / Eveline de Almeida Ferreira. -- Maringá, 2012.
72. : il. (algumas color.)
Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2012.
Orientador: Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes.
Coorientador: Prof. Dr. Rodrigo Fernandes.
1. Peixes não nativos – Diversidade – Reservatórios – Alto rio Paraná. 2. Hipóteses aplicadas às invasões biológicas. 3. Nichos ecológicos. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 22. ed. -597.16209816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

EVELINE DE ALMEIDA FERREIRA

**Mecanismos associados aos padrões de distribuição de peixes
não nativos em reservatórios neotropicais**

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

COMISSÃO JULGADORA:

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

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

Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz
Nupélia / Universidade Estadual de Maringá

Prof. Dr. Fernando Mayer Pelicice
Universidade Federal de Tocantins

Prof. Dr. Jean Ricardo Simões Vitule
Universidade Federal do Paraná

Aprovada em: 09 de agosto de 2012.

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

Dedico esse trabalho ao Rodrigo,
por ter acreditado e apoiado do
começo ao fim.

AGRADECIMENTOS



Apesar de ter vividos momentos inesquecíveis durante o processo de aprendizado que foi o doutorado, entre eles, momentos felizes, de esperança, empolgação, descoberta, solidão, ansiedade, raiva e cansaço, ela surgiu, cresceu, se desenvolveu e está sendo apresentada a outras pessoas, agora com muita alegria.

Contudo, durante todo esse processo não estive sozinha, pelo contrário, muitas pessoas fizeram parte, cada uma com sua contribuição e sua importância, de cada etapa. Portanto, gostaria muito agradecer às seguintes pessoas:

Meu orientador Luiz por ter aceitado me orientar e ter me apoiado sempre, desde o mestrado;

Meu coorientador Rodrigo Fernandes, por ter me guiado em vários momentos, e ter exercido sua paciência em outros;

Meu pai, por ter me incentivado desde pequena a estudar e a perseguir meus sonhos;

Minha mãe, por ter me dado todo tipo de apoio que precisei, e foram tantos, sempre;

Meus pais que, conjuntamente, foram e são exemplos de conduta e caráter para espelhar;

Minha irmã, por ter sido sempre minha melhor amiga e exemplo para mim;

Minha tia Vilma, por estar sempre ao meu lado, me ouvindo e compreendendo, mesmo morando tão longe;

Meus avós, onde estiverem, por ocuparem um importante pedaço do meu coração;

Todos os membros da família Almeida e Ferreira, por ser meu suporte, alegria, e orgulho de pertencimento.

Minha família Fernandes, pelo carinho, amor e acolhimento sincero dessa pessoa aqui, especialmente minha irmãzinha Rosângela, e meus queridos Carminha e Ismael;

Todos os amigos que fiz em Curitiba, especialmente a Ana Luiza, Thiago (e toda a turma!), Fernanda Burigo e Gabriel, Kelly, Cleiton, Rafael Damian, Rafa (cunhado), Ana Lúcia, Juliana Ventura, Rodrigo Aluizio, Menga, Daniel e Bruno.

Todos os amigos que fiz em Maringá, entre eles, Carina, Weferson, Geuza, Eder, Sandrinha, Marlene, Susi, Dayani, Xande, Fernando, Aninha, Rodrigo de Melo, Iuli, Bifi, Hector, Cibele, Dilermando, Rosi, João Paulo, Almir, Cissi Manetti, Ana Carolina, Nadson, Érica, Andrea, Michele e Solana.

Aos amigos e colegas de trabalho Dayani Bailly e Weferson Junio da Graça pela inestimável contribuição durante o processo de compilação dos dados, muito obrigada!!

A todos os professores do PEA e servidores do Nupélia, meu profundo respeito e carinho a todos, especialmente a Aldenir, Jocemara, Salete, João, Carolina Minte-Vera, Norma, Cíntia, Felipe, Claudinha e Harumi!

Aos amigos queridos de *Mossorock*, Emanuelle, Rafael, Cris, Janise, Guido, Rodrigo Costa, Najara, Milena, Luis, Luciana, Leonardo, Luciene, Sakamoto, Leíse e Aila, e todo o grupo da Casa do Caminho. Ah, estaria sendo injusta se não mencionasse a Nina, a gatinha de casa.

Aos Professores Doutores Angelo Agostinho, Sidinei Magela Thomaz, Jean Vitule e Fernando Pelicice por terem aceitado ler e participar da banca de defesa da minha tese. Além disso, gostaria de agradecer aos Professores Doutores Edson Fontes de Oliveira e Éder Gubiani por terem aceitado gentilmente o convite de membro externo suplente e por terem se oferecido a ler e contribuir da mesma forma. Muito obrigada a todos!

E por fim, porém, mais importante, gostaria de agradecer a uma pessoa muito especial, Seriam tantos agradecimentos que não caberiam nessa folha rs... Rodrigo, você é muito importante na minha vida. Como dizemos, somos somente eu e você! Obrigada de coração, meu amor!

Embora ninguém possa voltar atrás
e fazer um novo começo, qualquer
um pode começar agora e fazer um
novo fim.

(Chico Xavier)

Mecanismos associados aos padrões de distribuição de peixes não nativos em reservatórios neotropicais

RESUMO

Os ecossistemas fluviais estão entre os mais alterados pela atividade humana, e entre os fatores relacionados às essas alterações destacam-se as alterações hidrológicas e as invasões de espécies não nativas. Nesse contexto, investigaram-se os mecanismos relacionados aos padrões de distribuição de espécies não nativas de peixes em 76 reservatórios distribuídos na bacia do rio Paraná. Mais especificamente foram testadas as hipóteses de aceitação biótica, resistência biótica, atividade humana, conectividade e distância da fonte doadora de propágulos, e características de história de vida nos padrões espaciais de riqueza e distribuição de espécies de peixes não nativas. Os dados com a distribuição das espécies de peixes foram obtidos através de compilação de listas de espécies. Da mesma forma, as variáveis explanatórias foram obtidas da literatura e de bancos de dados eletrônicos. As variáveis explanatórias compiladas quantificaram a variação ambiental local e regional dos reservatórios e foram selecionadas para representar as hipóteses iniciais do estudo. Para quantificar os efeitos independentes das variáveis explanatórias na variação da riqueza de espécies não nativas foi aplicado um modelo de partição hierárquica. Para avaliar os tipos das relações entre as variáveis explanatórias e riqueza de espécies não nativas foram aplicados modelos lineares generalizados. Para avaliar a relação entre características de história de vida das espécies não nativas e suas distribuições espaciais, primeiramente foi calculada uma análise de coordenadas principais. Em seguida, os escores das coordenadas principais foram correlacionados com a frequência relativa das espécies nos reservatórios. Os resultados do estudo demonstraram que a riqueza de espécies não nativas de peixes nos reservatórios da bacia do Paraná foi associada principalmente à riqueza de espécies nativas, conectividade e distância doadora de propágulos, e características físicas e geográficas dos reservatórios. Adicionalmente, espécies com características oportunistas foram mais frequentes nos reservatórios analisados. Tais resultados sugerem que mecanismos de aceitação biótica, limitação de dispersão e adaptações espécie-específicas podem ser importantes determinantes do estabelecimento de espécies não nativas em reservatórios da bacia do Paraná.

Palavras-chave: Invasões biológicas. Hipótese de resistência biótica. Hipótese de aceitação biótica. Hipótese de atividade humana. Processo neutro. Nicho ecológico.

Mechanisms associated with non-native fish distribution patterns in Neotropical reservoirs

ABSTRACT

Freshwater ecosystems are among the most affected by human activity, and the factors related to these changes are hydrological alterations and biological invasions. In this context, we investigated the mechanisms related to the patterns of non-native fish distribution in 76 reservoirs located in the Paraná River basin. Specifically, the relative importance of biotic acceptance, biotic resistance, human activity hypotheses, connectivity and distance from donor source of propagules, and life history characteristics to the patterns of non-native richness and distribution were tested. The information on the distribution of fish species were obtained from compilations. Likewise, the explanatory variables were obtained from literature and electronic databases. The explanatory variables were used to quantify the environmental variation of reservoirs in the local and regional scales and were selected to represent the initial hypotheses of the study. A hierarchical partitioning model was used to quantify the independent effects of explanatory variables on the variation of non-native species richness. To assess the types of relationships between explanatory variables and non-native species richness were applied a generalized linear model. To evaluate the relationship between life history characteristics of non-native species and their spatial distributions, we first calculated a principal coordinate analysis. Then, the principal coordinate scores were correlated with the non-native species relative frequency considering 64 reservoirs. The results demonstrated that the non-native fish richness in the Paraná Basin reservoirs was mainly associated with native species richness, connectivity and distance from donor propagules, and reservoirs physical and geographical characteristics. Additionally, species with opportunistic strategy were more common in the reservoirs analyzed. These results suggest that mechanisms of biotic acceptance, dispersal limitation and species-specific adaptations may be important determinants of the establishment of non-native species in reservoirs of the Paraná Basin.

Keywords: Biological invasions. Biotic resistance hypothesis. Biotic acceptance hypothesis. Human activity hypothesis. Neutral process. Ecological niche.

Tese elaborada e formatada conforme as
normas de publicação científica *Biological
Invasions*, disponíveis em
[http://www.springer.com/
life+sciences/ecology/journal/10530](http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10530).

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	15
2 CONTRASTANDO PADRÕES DE RIQUEZA DE ESPÉCIES NÃO NATIVAS EM RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS COM HIPÓTESES DE INVASÃO	18
RESUMO	19
ABSTRACT	20
2.1 INTRODUÇÃO.....	21
2.2 MÉTODOS.....	23
2.2.1 Área de estudo.....	23
2.2.2 Banco de dados.....	23
2.2.3 Variáveis descritoras das hipóteses de susceptibilidade à invasão.....	24
2.2.4 Análise de dados.....	26
2.3 RESULTADOS.....	27
2.4 DISCUSSÃO.....	30
REFERÊNCIAS	33
3 HIT THE ROAD JACK: IMPORTÂNCIA DA DISTÂNCIA DA FONTE, CONECTIVIDADE E ESTRATÉGIAS DE HISTÓRIA DE VIDA NA COLONIZAÇÃO DE PEIXES NÃO NATIVOS EM RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS	39
RESUMO	39
ABSTRACT	40
3.1 INTRODUÇÃO.....	41
3.2 MÉTODOS.....	42
3.2.1 Área de estudo.....	42
3.2.2 Banco de dados.....	43
3.2.3 Variáveis descritoras da hipótese neutra e de nicho ecológico.....	44
3.2.4 Características de história de vida das espécies não nativas.....	45
3.2.5 Análise de dados.....	46
3.3 RESULTADOS.....	47

3.4 DISCUSSÃO.....	53
REFERÊNCIAS	56
4 CONSIDERAÇÕES FINAIS	61
APÊNDICE A - Relação dos reservatórios do rio Paraná cujas informações foram utilizadas no tópico 2 (n = 76) e 2 (n = 62). Bacia = bacia ou sub-bacia hidrográfica a qual o reservatório pertence; * reservatórios excluídos das análises do tópico 3.....	62
REFERÊNCIAS	64
APÊNDICE B - Lista das 228 espécies registradas nos 76 reservatórios da ecorregião do alto rio Paraná e do rio Iguaçu. SN = espécies classificadas como nativas da ecorregião do alto rio Paraná e rio Iguaçu. SNN = espécies classificadas como não nativas, provenientes de outras ecorregiões, que não as do rio Paraná e rio Iguaçu; SBP = espécies não nativas no alto rio Paraná, provenientes do baixo rio Paraná. * Espécies não nativas, provenientes do baixo Paraná, utilizadas no tópico 3.....	67

1 INTRODUÇÃO GERAL

Desde a profética frase redigida por Charles Elton “Não devemos nos enganar, estamos presenciando uma das maiores convulsões na fauna e flora mundiais” * em sua obra seminal intitulada “The Ecology of Invasions by Animals and Plants” (1958), presenciamos o desenrolar do fenômeno de globalização que, além de ter aumentado o intercâmbio de produtos e organismos entre países, conectou praticamente todas as regiões do globo. Com isso, o número de organismos introduzidos em locais onde não ocorriam historicamente tem aumentado preocupantemente. Por exemplo, em escala local, a taxa de invasão passou de uma espécie (1851-1960) para três novas invasoras a cada ano (1961-1995) na baía de São Francisco (EUA; Cohen et al. 1995). Em escala regional, o número de espécies de peixes introduzidos nos Estados Unidos aumentou de 67 para 488 espécies, no período compreendido entre 1850 e 1996. Alguns países, como a Nova Zelândia, apresentam mesma proporção de espécies de plantas nativas e não nativas estabelecidas (Richardson 2011). Esses e outros exemplos nos indicam que Elton (1958) estava correto, embora atualmente a situação da fauna e flora globais esteja sobremaneira mais comprometida com as invasões biológicas do que no período observado por Elton, quando ainda existiam regiões isoladas, em termos geográficos e culturais (Warren e Kieffer 2010).

A despeito do que Elton profetizou para a época (década de 1950), atualmente se discute a existência de uma crise na biodiversidade global (Olson et al. 2002), evidenciada pelo aumento das taxas de extinção de espécies nativas e ameaçadas de extinção (Pimm et al. 1995). Os principais fatores relacionados a esse declínio de espécies nativas são as alterações nos habitats e as introduções de espécies (Clavero e García-Berthou 2005; Didham et al. 2007). Nessa ótica, quando se comparam os diversos ecossistemas globais, os ecossistemas fluviais apresentam a situação mais crítica, pois são os mais alterados pela atividade humana, apresentam as maiores taxas de extinção e de introdução de espécies (Ricciardi e Rasmussen 1999, Cohen 2002). Os barramentos e reservatórios, empreendimentos extremamente comuns na paisagem mundial, representam a principal fonte de alteração nos ecossistemas fluviais. Além disso, estudos recentes tem apontado outro provável papel negativo dos reservatórios, a facilitação à introdução e estabelecimento de espécies não nativas (Havel et al. 2005,

* Traduzido livremente de “We must make no mistake, we are seeing one of the great historical convulsions in the world’s fauna and flora”.

Johnson et al. 2008). Ainda, os reservatórios parecem facilitar a dispersão de espécies não nativas para outros reservatórios ou regiões da bacia hidrográfica, mecanismo esse denominado “trampolim ecológico”.

Para o grupo dos peixes, o sucesso na invasão de uma espécie não nativa tem sido associado às características do ambiente e às biológicas. A riqueza de espécies não nativa tem sido correlacionada a locais modificados pela atividade humana, que se caracterizam por maior variabilidade temporal e espacial nas condições ambientais, mais produtivos e com interações bióticas mais fracas (Havel et al. 2005, Johnson et al. 2008). Entre as características biológicas associadas ao sucesso em diversas etapas de invasão podem-se citar as descritoras dos padrões de história de vida (Moyle e Marchetti 2006, Ribeiro et al. 2007, Vila-Gispert et al. 2005). A compreensão da influência das características ambientais e biológicas no processo de invasão em ambientes alterados pode representar uma importante ferramenta preditiva, no sentido de indicar locais e espécies com potencial para colonizar novos ambientes.

Em síntese, a influência das características ambientais e biológicas no processo de invasão tem sido sumarizada em três hipóteses: resistência biótica, a qual prediz que comunidades mais diversas apresentarão menor riqueza de espécies não nativas; aceitação biótica, que prediz que locais mais favoráveis podem abrigar maior diversidade nativa e não nativa; e atividade humana, a qual prediz que locais mais próximos a centros urbanos ou regiões em desenvolvimento econômico apresentarão maior riqueza de espécies não nativas. Ainda, a riqueza não nativa pode ser relacionada à estrutura espacial, descrita pela hipótese de dispersão, a qual prediz que locais mais próximos e conectados à fonte doadora de propágulos apresentarão maior riqueza de espécies não nativa. Todas essas hipóteses podem ser sintetizadas em dois processos estruturadores de comunidades, processo neutro e de nicho ecológico. As três primeiras hipóteses, por considerar a importância das características funcionais das espécies, e a relação dessas ao ambiente na colonização, representam os processos de nicho, ao passo que a hipótese de dispersão, por considerar as espécies ecologicamente equivalentes, com riqueza associada apenas à proximidade de uma fonte doadora, descreve o processo neutro (Friedley et al. 2007). A avaliação concomitante dessas hipóteses pode contribuir não somente para o avanço na ecologia da invasão, mas na compreensão de processos estruturadores de comunidades em geral.

Diante desse contexto e da necessidade de estudos nos ecossistemas fluviais neotropicais, principalmente na bacia do alto rio Paraná, que se justifica pela elevada diversidade da fauna de peixes, porém, ameaçada por inúmeras barragens e espécies não nativas, esta tese foi elaborada com o intuito de investigar os mecanismos relacionados à riqueza de espécies de peixes não nativos em reservatórios dessa ecorregião. Especificamente, no primeiro capítulo intitulado “Contrastando padrões de riqueza de espécies não nativas em reservatórios neotropicais com hipóteses de invasão” foram testadas a relação e a contribuição individual das hipóteses de resistência biótica, aceitação biótica e atividade humana nos padrões de distribuição da riqueza de espécies de peixes não nativos em 76 reservatórios da ecorregião do alto rio Paraná e rio Iguaçu. No segundo capítulo, intitulado “Hit the Road Jack: importância da distância da fonte, conectividade e estratégias de história de vida na colonização de peixes não nativos em reservatórios neotropicais” o processo de colonização de reservatórios do alto rio Paraná por espécies provenientes *apenas* do baixo Paraná foi investigado, considerando o reservatório de Itaipu como fonte dispersora de propágulos, uma vez que ele interligou a ictiofauna de duas ecorregiões (alto e baixo Paraná) em decorrência da eliminação do complexo de Sete Quedas, o qual constituía um importante filtro geográfico, e por sistemas de transposição de peixes (Júlio Jr et al. 2009). Nesse capítulo, foram avaliadas a relação e contribuição de processos neutros (descritos pela conectividade e distância da fonte doadora de propágulos) e de nicho ecológico (dimensão ambiental e biológica) na variação na riqueza e frequência de ocorrência de espécies não nativas provenientes do baixo Paraná em 62 reservatórios do alto rio Paraná.

REFERÊNCIAS

- Clavero M, García-Berthou E (2005) Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology & Evolution* 20(3): 110
- Cohen AN (2002) Success factors in the establishment of human-dispersed organisms. In: Bullock JM, Kenward RE, Hails RS (Eds) *Dispersal Ecology*. London: Blackwell, pp 374 – 394
- Cohen AN, Carlton JT, Fountain MC (1995) Introduction, dispersal and potential impacts of the greencrab *Carcinus maenas*, San Francisco Bay, California. *Marine Biology* 122: 225 – 237

- Didham RK, Tylianakis JM, Gemmill NJ, Rand TA, Ewers RM (2007) Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in Ecology & Evolution* 22(9): 489 – 496
- Elton CS (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London
- Fridley J, Stachowicz J, Naeem S, Sax D (2007) The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* 88: 3 – 17
- Havel JE, Lee CE, Zanden MJV (2005) Do reservoirs facilitate invasions into landscapes. *BioScience* 55: 518 – 525
- Johnson PT, Olden JD, Vander Zanden, MJ (2008) Dam invaders: impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 357 – 363
- Lutz Warren J, Kieffer S (2010) Risk management and the wisdom of Aldo Leopold. *Risk Analysis* 30: 165 – 174
- Moyle PB, Marchetti MP (2006) Predicting invasion success: freshwater fishes in California as a model. *BioScience* 56: 515 – 524
- Olson DM, Dinerstein E, Powell GVN, Wikramanayake ED (2002) Conservation Biology for the Biodiversity Crisis. *Conservation Biology* 16: 1 – 3
- Pimm SL, Russell GJ, Gittleman JL, Brooks TM (1995) The Future of Biodiversity. *Science* 269: 347 – 350
- Ribeiro F, Elvira B, Collares-Pereira MJ, Moyle PB (2007) Life-history traits of non-native fishes in Iberian watersheds across several invasion stages: a first approach. *Biological Invasions* 10: 89 – 102
- Ricciardi A, Neves RJ, Rasmussen JB (1999) Extinction rates of North American freshwater fauna. *Conservation Biology* 13: 1 – 3
- Richardson DM (2011) *Fifty years of invasion ecology: the legacy of Charles Elton*. John Wiley & Sons, Ltd. Publication, London
- Vila-Gispert A, Alcaraz C, García-Berthou E (2005) Life-history traits of invasive fish in small Mediterranean streams. *Biological Invasions* 7: 107 – 116

2 CONTRASTANDO PADRÕES DE RIQUEZA DE ESPÉCIES NÃO NATIVAS EM RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS COM HIPÓTESES DE INVASÃO

RESUMO

Reservatórios tendem a apresentar maior susceptibilidade às invasões biológicas quando comparados a outros ecossistemas aquáticos. Entretanto, esse tema é ainda pobremente discutido, particularmente para reservatórios neotropicais. Nesse contexto, os objetivos desse estudo foram avaliar as relações entre os padrões de riqueza de espécies não nativas e variáveis ambientais locais, regionais e indicadores da atividade humana em 76 reservatórios distribuídos nas ecorregiões do alto rio Paraná e rio Iguçu, Brasil. Mais especificamente, foi avaliada a influência relativa das hipóteses de resistência biótica, aceitação biótica e atividade humana nos padrões de riqueza de espécies não nativas de peixes em reservatórios. Essas hipóteses foram selecionadas com o intuito de descrever os fatores relacionados à susceptibilidade desses reservatórios às invasões por espécies não nativas. A riqueza de espécies não nativas nos reservatórios foi utilizada como indicadora do grau de susceptibilidade dos reservatórios, de forma que reservatórios com maior riqueza não nativa foram considerados mais susceptíveis às invasões. A riqueza de cada reservatório foi estimada através da compilação de listas de espécies de estudos científicos e técnicos, além de registros de museus zoológicos. A influência da resistência biótica foi avaliada através da relação negativa entre a riqueza de espécies não nativas e nativas. Para representar a hipótese de aceitação biótica foram obtidas de cada reservatório as variáveis: riqueza de espécies nativas, área alagada, altitude, precipitação média anual, temperatura média anual do ar e produtividade primária líquida terrestre (do entorno). A influência da atividade humana foi quantificada através das variáveis: densidade demográfica humana, população urbana total, e produto interno bruto das regiões onde os reservatórios estiveram localizados. Para avaliar a relação entre a riqueza de espécies não nativas e as variáveis explanatórias foi utilizado um modelo linear generalizado. A contribuição independente de cada variável explanatória foi quantificada através de um modelo de partição hierárquica. A importância de cada hipótese que descreveu a susceptibilidade à invasão foi calculada somando os valores de contribuição independente das variáveis explanatórias. Os resultados do trabalho demonstraram que os reservatórios das duas ecorregiões estudadas apresentaram elevado número de espécies não nativas, o qual foi influenciado pela presença de espécies provenientes do baixo rio Paraná. A riqueza de espécies não nativas foi correlacionada positivamente à riqueza de espécies nativas, à área dos reservatórios e à densidade demográfica humana, e negativamente à altitude, precipitação média anual e produtividade primária líquida do entorno dos reservatórios. Dentre as hipóteses testadas, o conjunto de variáveis descritoras da hipótese de aceitação biótica foi mais importante na explicação da variação da riqueza de espécies não nativas, seguido da hipótese de atividade humana. Em concordância com outros estudos em regiões temperadas, a susceptibilidade à invasão nos reservatórios da bacia do Paraná foi determinada principalmente por fatores relacionados à heterogeneidade ambiental (área e altitude), e secundariamente pela atividade humana. Considerando que os reservatórios da bacia são caracterizados por grandes áreas alagadas, e situados em uma região em desenvolvimento econômico, são esperados cenários de aumento nas taxas de introdução de peixes nesses ecossistemas.

Palavras-chave: Invasão. Aceitação biótica. Resistência biótica. Atividade humana. Bacia do rio Paraná.

Contrasting patterns of non-native fish richness in Neotropical reservoirs with invasion hypotheses

ABSTRACT

Reservoirs present higher invasibility compared with other aquatic ecosystems. However, this issue is poorly discussed, particularly for Neotropical reservoirs. In this context, the objectives of this study were to evaluate the relationship between patterns of non-native species richness and local and regional environmental and human activity-related variables in 76 reservoirs distributed in two ecoregions (upper Paraná River and Iguaçu River), Brazil. Specifically, the relative influence of factors related to the hypotheses of biotic resistance, biotic acceptance, and human activity in the invasibility of these reservoirs were assessed. These hypotheses were selected in order to describe the factors related to the invasibility of these reservoirs by non-native fish species. The richness of non-native species in the reservoirs was used as an indicator of the degree of reservoir invasibility, so that reservoirs with greater non-native richness were considered more susceptible to invasion. The richness of each reservoir was obtained from the available literature, technical reports, and zoological museums records. The influence of biotic resistance hypothesis was evaluated with a negative relationship between non-native and native richness. For each reservoir, to represent the influence of the biotic acceptance hypothesis we used the variables: native species richness, reservoir area, altitude, mean annual precipitation, mean annual air temperature, and terrestrial net primary productivity. The influence of human activity hypothesis was measured using the variables: human population density, urban population, and gross domestic product of the nearest town to the reservoir. To evaluate the relationship between non-native species richness and all explanatory variables, we used a generalized linear model. The independent contribution of each explanatory variable was quantified using a hierarchical partitioning model. The importance of each invasibility hypothesis was calculated by adding the independent contribution of explanatory variables used to describe the three hypotheses. The results showed that the reservoirs of the two ecoregions registered a high number of non-native species, which was influenced by fish species from the lower Paraná River. Non-native fish richness was positively correlated to the native species richness, to the area of the reservoirs and to human population density, and negatively to altitude, annual mean precipitation and net primary productivity of the reservoirs. Among the hypotheses tested, the set of variables related to the biotic acceptance hypothesis was important in explaining the variation of non-native species richness, followed by the human activity hypothesis. In agreement with other studies conducted in temperate regions, the invasibility of reservoirs of the two ecoregions was mainly determined by environmental factors related to environmental heterogeneity (reservoir area e altitude). Considering that these reservoirs are characterized by large impounded area, and located in an economical developing region, scenarios of increased rates of introduction of fish in these ecosystems are expected.

Keywords: Invasion. Biotic resistance hypothesis. Biotic acceptance hypothesis. Human activity hypothesis. Paraná River Basin.

2.1 INTRODUÇÃO

A introdução de espécies não nativas tem representado um dos principais componentes antrópicos que ameaçam a biodiversidade aquática global (Dudgeon et al. 2006, Strayer e Dudgeon 2010, Vorosmarty et al. 2011). Os aumentos da demanda humana associada ao crescimento populacional e o de relações comerciais e econômicas globalizadas, têm acelerado as taxas de invasão biológica em diferentes escalas espaciais e temporais (Cohen e Carlton 1998, Jeschke e Strayer 2005). Como resultado dessa expansão, espécies não nativas têm produzido diversos impactos em diferentes níveis de organização ecológicos (Cucherousset e Olden 2011), além de prejuízos econômicos (Pimentel et al. 2000, Pimentel et al. 2005) e ameaças à saúde humana (Poulin et al. 2011). Assim, a determinação de fatores que tornam ecossistemas mais susceptíveis a introdução de espécies constitui uma informação fundamental para elaboração de avaliações de risco e medidas de prevenção de novas invasões (Davis et al. 2005, Fridley et al. 2007).

A susceptibilidade de um ecossistema às invasões por espécies não nativas tem sido relacionada a um conjunto de mecanismos ambientais e antrópicos, os quais podem ser sintetizados em três hipóteses centrais: a resistência biótica, a aceitação biótica e a influência da atividade humana (Leprieur et al. 2008, Lapointe et al. 2012). De acordo com as predições da hipótese de resistência biótica, comunidades menos diversas apresentariam maior número de espécies não nativas em comparação à comunidades mais diversas, pois é esperado que comunidades mais diversas apresentem maior resistência ao ingresso de novas espécies por competição (Elton 1958; Kennedy et al. 2002). Por outro lado, a hipótese de aceitação biótica prediz que ecossistemas que apresentam condições ambientais mais favoráveis oferecem oportunidades de colonização para espécies nativas e não nativas, de forma que a diversidade de ambos os grupos covariam com gradientes ambientais (Stohlgren et al. 2006, Fridley et al. 2007). Por fim, a hipótese de atividade humana prediz que ecossistemas alterados antropogenicamente ou com maior pressão de propágulos facilitam a colonização e o estabelecimento de espécies não nativas (Taylor e Irwin 2004, Leprieur et al. 2008). Dessa forma, é esperada uma relação positiva entre riqueza de espécies não nativas e variáveis descritoras de pressão de propágulo e alterações nos habitats, como densidade populacional humana e produto interno bruto (Leprieur et al. 2008). A importância

relativa de cada uma dessas hipóteses pode variar conforme a escala espacial do estudo. Por exemplo, para peixes, a atividade humana tem elevado as taxas de introdução de espécies em escalas espaciais amplas (Leprieur et al. 2008, Blanchet et al. 2009). Entretanto, em escalas espaciais relativamente menores, os mecanismos associados à hipótese de aceitação biótica têm sido mais importantes que a atividade humana (Gido et al. 2004).

Reservatórios são ecossistemas artificiais comuns nas paisagens de ecossistemas fluviais temperados e tropicais (Dudgeon 2000, Pringle et al. 2000, Agostinho et al. 2005). Além de produzir severos impactos na dinâmica fluvial e alterar profundamente a estrutura das comunidades biológicas e o funcionamento dos ecossistemas (Hoeinghaus et al. 2008, Hoeinghaus et al. 2009), estudos mais recentes têm demonstrado que reservatórios apresentam maior susceptibilidade às invasões do que outros ecossistemas aquáticos (Marchetti et al. 2004, Johnson et al. 2008, Clavero e Hermoso 2010). Entretanto, poucos estudos têm investigado as variáveis relacionadas à maior susceptibilidade de reservatórios, particularmente na região neotropical. Essa lacuna regional é preocupante porque as taxas de introdução em ecossistemas neotropicais podem ser elevadas (Leprieur et al. 2008) e introduções de espécies em reservatórios neotropicais tem produzido impactos na diversidade local (Pelicice e Agostinho 2009; Menezes et al. 2011) e alterações na função e serviços dos ecossistemas (Menezes et al. 2010, Attayde et al. 2011).

No presente estudo foi avaliada a influência de fatores ambientais locais, regionais e de atividade humana nos padrões espaciais de riqueza de espécies não nativas em 76 reservatórios brasileiros distribuídos nas ecorregiões do alto rio Paraná e rio Iguaçu. Pela abrangência espacial (latitudinal, longitudinal e altitudinal), os reservatórios apresentam acentuados gradientes de variação ambiental e antrópica, representando um conjunto de dados relevantes para a compreensão de fatores associados à susceptibilidade de reservatórios às invasões de espécies de peixes. Nesse contexto, os objetivos principais desse estudo foram: 1) descrever os padrões gerais de composição e riqueza de espécies não nativas nos reservatórios analisados; 2) avaliar a relação entre a riqueza de espécies não nativas dos reservatórios e as variáveis que representam as hipóteses de susceptibilidade em reservatórios (hipóteses de resistência biótica, aceitação biótica e atividade humana) e; 3) quantificar a importância relativa de

cada hipótese de susceptibilidade (resistência biótica, aceitação biótica e atividade humana) na explicação da riqueza de espécies de peixes não nativas nos 76 reservatórios considerados.

2.2 MÉTODOS

2.2.1 Área de estudo

A bacia do rio Paraná possui área de drenagem de 28×10^6 km, sendo considerada a segunda maior bacia de drenagem da América do Sul. A bacia é intensamente regulada por barragens destinadas principalmente para geração de energia elétrica e abastecimento, sendo considerada uma das mais barradas da América do Sul (Agostinho et al. 2007). Em levantamentos mais recentes foram registrados 146 reservatórios de grande porte ($>$ que 20 km^2), os quais alagam uma área de aproximadamente 16700 km^2 ($\approx 50\%$ da área represada no país) e geram 70% da energia elétrica nacional (Agostinho et al. 2007). Para o presente estudo, foram utilizadas informações provenientes de 76 reservatórios pertencentes a duas ecorregiões hídricas (alto rio Paraná e rio Iguaçu), distribuídos em oito sub-bacias hidrográficas (Iguaçu, Piquiri, Ivaí, Paranapanema, Tietê, Grande, Paranaíba e Corumbá), incluindo aqueles situados na calha principal do rio Paraná, a montante do reservatório de Itaipu.

2.2.2 Banco de Dados

A composição e a riqueza de espécies total (nativas e não nativas) de espécies de peixes de água doce de cada reservatório foram estimadas através da compilação de listas de espécies obtidas a partir de artigos científicos, livros, teses, dissertações e relatórios técnicos (APÊNDICE A). Adicionalmente, as listas foram complementadas com registros de material depositado nos Museus Zoológicos da Universidade de São Paulo (MZUSP), Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ), Universidade Estadual de Maringá (NUP), Universidade Estadual de Londrina (MZUEL), Universidade Estadual Paulista (DZSJRP) e Museu de História Natural Capão da Imbuia (MHNCI). De acordo com Nogueira et al. (2010), o material biológico

depositado nesses museus representa o melhor registro de diversidade de peixes de água doce brasileiros.

Após a construção das listas, uma matriz geral (reservatórios x espécies) foi verificada e corrigida por um especialista do Museu de Ictiologia da Universidade Estadual de Maringá (Dr. Weferson Júnio da Graça). As espécies foram classificadas quanto à origem em nativas, espécies originárias das duas ecorregiões estudadas (alto rio Paraná e rio Iguaçu) e não nativas, as espécies provenientes de drenagens de outras ecorregiões. Essa classificação foi baseada em Langeani et al. (2007), Júlio Jr. et al. (2009), Graça e Pavanelli (2007) e Reis et al. (2003). Entretanto, nos casos em que houve discordância entre os autores citados quanto à origem de algumas espécies, foi utilizada a classificação de Graça e Pavanelli (2007). A riqueza de espécies não nativa foi estimada para cada reservatório com a soma do número de espécies registradas no local provenientes de outra ecorregião hídrica, que não a do alto rio Paraná ou do rio Iguaçu.

2.2.3 Variáveis descritoras das hipóteses de susceptibilidade à invasão

O grau de susceptibilidade dos reservatórios às invasões de espécies de peixes foi inferido com base na riqueza de espécies não nativas registradas em cada local, de forma que locais com maior riqueza não nativa foram considerados relativamente mais susceptíveis. A relação entre a riqueza de espécies não nativas e a susceptibilidade dos reservatórios foi investigada através de um conjunto de variáveis ambientais (bióticas e abióticas) que representaram três hipóteses frequentemente associadas à facilitação à invasão: a resistência biótica, a aceitação biótica e a atividade humana (Tabela 1). Pelo fato de hipótese de resistência biótica prever que comunidades mais diversas apresentam maior resistência à invasão de espécies (Kennedy et al. 2002), essa hipótese foi representada pela riqueza de espécies nativas, sendo sua importância verificada através da relação negativa entre a riqueza não nativa e nativa. Como a hipótese de aceitação biótica prevê que ecossistemas com condições ambientais favoráveis tendem a apresentar riqueza nativa e não nativas relativamente superiores (Stohlgren et al. 2006, Fridley et al. 2007), essa hipótese foi descrita pela riqueza nativa de cada reservatório e variáveis ambientais em escala local (área superficial alagada do reservatório, km²) e regional (altitude, m; precipitação média anual, mm; produtividade primária líquida terrestre, gramas de carbono m⁻²ano⁻¹; temperatura média anual do ar, °C; Tabela 1),

obtidos em New et al. (2002), exceto os valores de área superficial alagada de cada reservatório, os quais foram obtidos em Agostinho et al. (2007). Considerando que a hipótese de atividade humana afirma que a riqueza de espécies não nativas é associada ao aumento na pressão de propágulo e alterações nos habitats, os quais são decorrentes das atividades humanas em regiões desenvolvidas ou em desenvolvimento econômico, foram utilizadas variáveis demográficas humanas (densidade demográfica humana, nº habitantes km⁻² do município; população urbana total, nº de habitantes residentes na área urbana) e descritoras da economia (produto interno bruto *per capita*; PIB) do município em que o reservatório estava localizado (Tabela 1). De acordo com Leprieur et al. (2008) essas variáveis podem ser consideradas adequadas para representar a influência da atividade humana sobre a riqueza de espécies não nativas. Quando um reservatório estava localizado entre dois municípios, as variáveis descritoras foram somadas. Todas as informações referentes à atividade humana de cada município foram obtidas de censo de 2008 realizado pelo Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE), e disponível em <http://www.ibge.gov.br/cidadesat>. Os padrões de variação das variáveis explanatórias utilizadas nas análises estão sumarizados na Tabela 2.

Tabela 1. Síntese do conjunto de variáveis explanatórias que descrevem as três hipóteses de susceptibilidade dos reservatórios às invasões de espécies de peixes não nativos.

Hipóteses de susceptibilidade dos reservatórios às invasões		
Resistência Biótica	Aceitação Biótica	Atividade Humana
Riqueza nativa (-)	Riqueza nativa (+)	Densidade demográfica
	Área alagada do reservatório	População urbana
	Altitude	PIB <i>per capita</i>
	Precipitação média anual	
	Produtividade primária líquida	
	Temperatura do ar média anual	

Tabela 2. Estatísticas descritivas das variáveis explanatórias obtidas de 76 reservatórios do alto rio Paraná. CV(%) = coeficiente de variação.

Variáveis	Média	Mínimo	Máximo	CV(%)
Riqueza de espécies nativas	22,6	11	84	61,4
Área do reservatório	197,1	0,04	2250	196,1
Altitude	641,5	224,1	996	29,5
Precipitação	96,1	72,3	132	10
Produtividade primária líquida	0,9	0,4	1	21,1
Temperatura do ar	20,4	17,1	24	9,3
Densidade demográfica	831,2	4,9	18258	368,3
População urbana	302174,7	1880	11152344	435,1
PIB <i>per capita</i>	18384,9	4532	48166	56,9

2.2.4 Análise dos dados

Para avaliar a influência das variáveis explanatórias descritoras das três hipóteses de susceptibilidade na variação da riqueza de espécies não nativas foi utilizada uma análise de regressão de *Poisson* (modelo linear generalizado; GLM). Todas as variáveis do modelo foram previamente log-transformadas para atender os pressupostos da análise de regressão. A distribuição da variável resposta utilizada foi a de *Poisson* por representar dados de contagem e a função de ligação *log*. A seleção das variáveis explanatórias do modelo foi realizada através de uma abordagem *stepwise backward*, e o modelo mais plausível escolhido foi aquele com menor valor de Akaike (AIC).

Para explorar a relação entre cada variável explanatória descritora das hipóteses de susceptibilidade e a riqueza de espécies não nativas, foi calculada a contribuição independente (*I*) de cada variável explanatória do modelo selecionado por um modelo de partição hierárquica (Nally, 2002). Modelos de partição hierárquica são recomendados em estudos ecológicos observacionais, nos quais as variáveis explanatórias tendem a apresentar multicolinearidade (Lapointe et al. 2012), pois se consegue estimar a influência independente (não compartilhada com outras variáveis) da variável explanatória sobre a variável resposta. Para controlar o efeito do esforço amostral, o qual não foi padronizado entre os locais devido à natureza do banco de dados (compilação de diversos estudos) foram calculados intervalos de confiança (IC = 0,95) para as estimativas dos valores de *I* através de procedimentos de re-amostragem (*bootstrapping methods*). Os intervalos de confiança foram construídos a partir de 10.000 simulações de re-amostragem.

Para avaliar a importância de cada hipótese de susceptibilidade dos reservatórios à invasão nos padrões de riqueza não nativa, os valores de I de cada variável selecionada no melhor modelo foram somados conforme a hipótese a que pertenciam. Todas as análises estatísticas foram calculadas com o programa *R*. O mapa temático com a distribuição dos valores de riqueza de espécies não nativas em cada reservatório foi construído com o programa SAM.

2.3 RESULTADOS

Foram registradas 228 espécies de peixes, das quais 46 foram classificadas como não nativas (APÊNDICE II) às ecorregiões estudadas (alto rio Paraná e rio Iguazu). Peixes originários da bacia do baixo rio Paraná representaram mais da metade das espécies não nativas (52%), seguidos dos peixes da bacia amazônica (13%). As espécies mais frequentes nos reservatórios foram *Tilapia rendalli* (50%), *Oreochromis niloticus* (36%), *Plagioscion squamosissimus* (34%), *Cichla kelberi* (32%) e *Cyprinus carpio* (28%) (Figura 1). A riqueza média de espécies não nativas foi 4,5 espécies por reservatório, variando espacialmente entre 0 e 26 espécies (CV = 97,4%) (Figura 2).

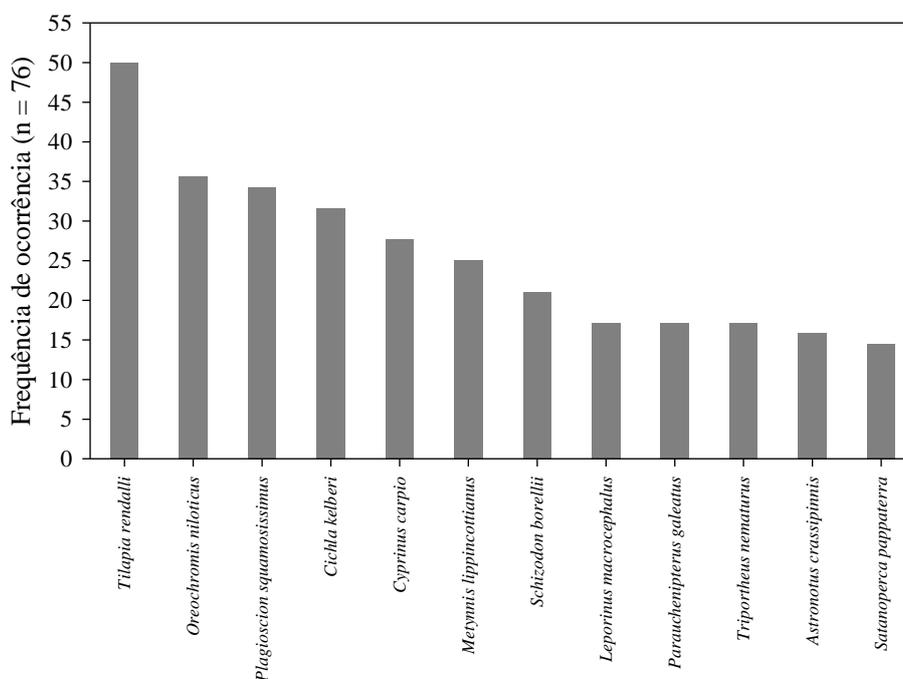


Figura 1. Frequência de ocorrência das espécies não nativas mais comuns (FO > 10%) considerando os 76 reservatórios das ecorregiões do alto rio Paraná e rio Iguazu.

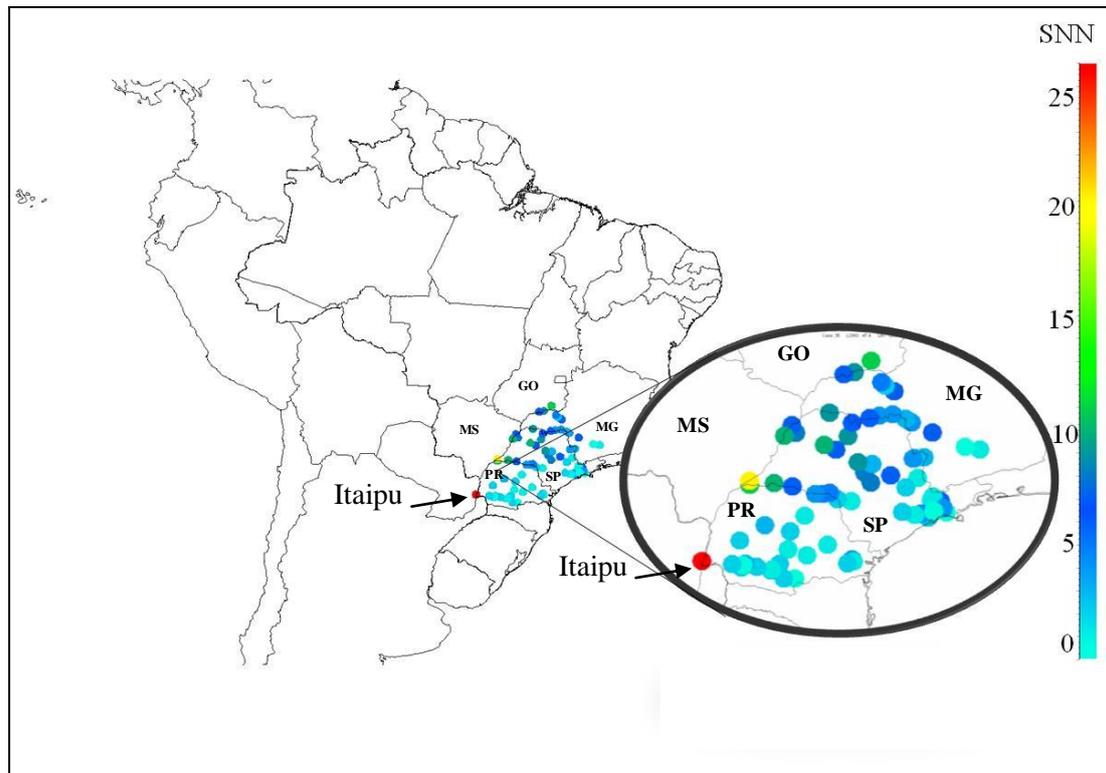


Figura 2. Distribuição espacial da riqueza de espécies não nativas nos 76 reservatórios das ecorregiões do alto rio Paraná e rio Iguaçu. Cada círculo representa um reservatório e cor indica o número de espécies não nativas registradas. SNN = riqueza de espécies não nativas.

As variáveis explanatórias do modelo selecionado explicaram 57% da variação da riqueza de espécies não nativas. Com base nesse modelo, a variação na riqueza de espécies não nativas foi correlacionada positivamente à riqueza de espécies nativas, à área e à densidade demográfica humana, e negativamente à altitude e precipitação média anual (Figura 3; Tabela 3). De acordo com a soma dos valores de I , as variáveis explanatórias descritoras da hipótese de aceitação biótica (riqueza nativa, área do reservatório, altitude e precipitação) contribuíram com 0,548 (97%) da explicação da variação da riqueza de espécies não nativas (0,57). A variável descritora da atividade humana explicou apenas 0,015 (3%) da variação da riqueza de espécies não nativas (Tabela 3).

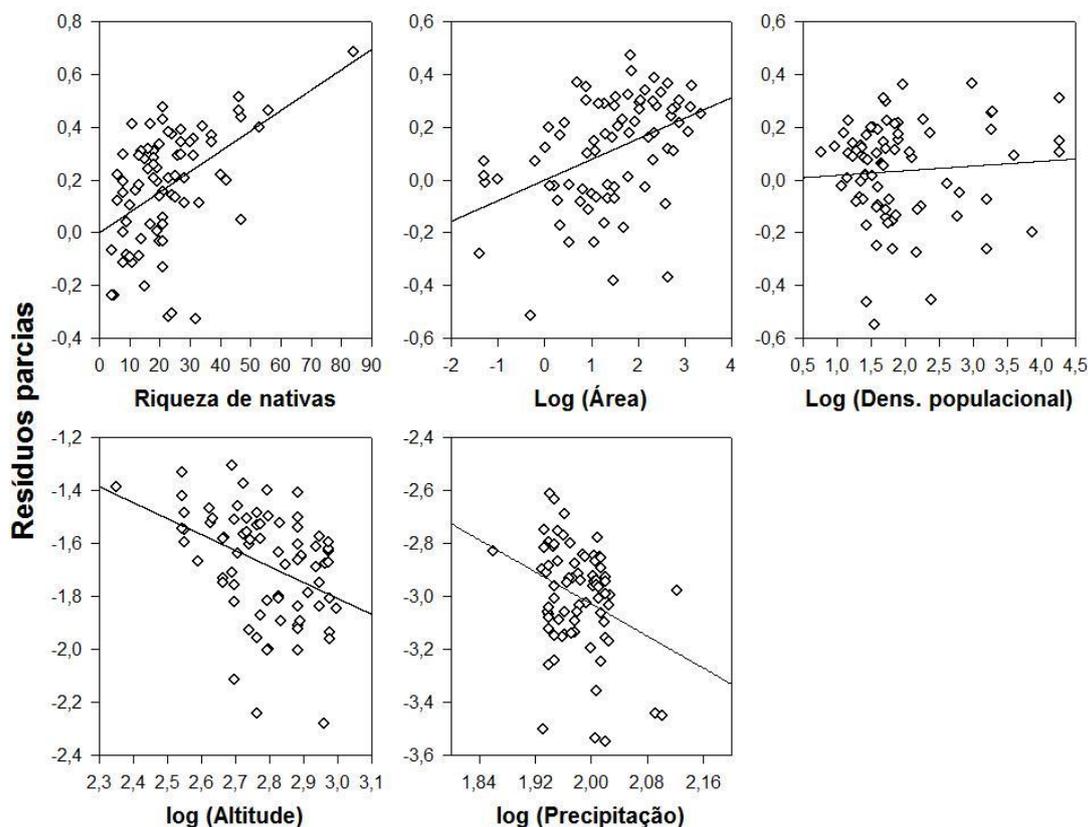


Figura 3. Relações parciais entre os resíduos do modelo GLM e as variáveis explanatórias da riqueza de espécies não nativas em 76 reservatórios das ecorregiões do alto rio Paraná e rio Iguaçu.

Tabela 3. Resultados do melhor modelo de regressão aplicado para explicar a variação da riqueza de espécies não nativas de 76 reservatórios das ecorregiões do alto rio Paraná e rio Iguaçu. *I* = contribuição individual de cada variável explanatória na explicação da variação na riqueza não nativa. As variáveis riqueza nativa, área do reservatório, altitude e precipitação são descritoras da hipótese de aceitação biótica, enquanto densidade demográfica é uma descritora da atividade humana.

Variáveis	Estimativa	IC (0,95)	<i>I</i>	IC (0,95) <i>Bootstrapping</i>
Intercepto	3,436	1,319 – 5,553		
Riqueza nativa	0,412	0,202 – 0,622	0,178	0,095 – 0,267
Área do reservatório	0,104	0,051 – 0,156	0,177	0,109 – 0,254
Altitude	-0,495	-0,828 – -0,162	0,132	0,059 – 0,226
Precipitação	-1,019	-2,017 – -0,022	0,061	0,016 – 0,143
Densidade demográfica	0,059	0,004 – 0,114	0,015	0,007 – 0,038

2.4 DISCUSSÃO

Os resultados desse estudo demonstraram que variáveis associadas à hipótese de aceitação biótica foram as principais determinantes da riqueza de espécies não nativas dos reservatórios das ecorregiões estudadas (alto rio Paraná e rio Iguaçu), enquanto que as variáveis descritoras da atividade humana apresentaram um papel secundário no favorecimento à invasão dos reservatórios. Esse padrão de importância relativa de fatores ambientais e antrópicos foi concordante com outros estudos realizados em ecossistemas temperados (Gido et al. 2004, Kopp et al. 2009). Esses resultados sugerem que, em escala local, apesar da atividade humana contribuir na introdução de espécies, gradientes ambientais podem ser fatores mais importantes na susceptibilidade de reservatórios às invasões.

A relação entre a riqueza de espécies nativas e não nativas tem sido intensamente debatida na biologia da invasão. Alguns trabalhos sugerem que a riqueza de espécies local deveria limitar a capacidade de novas espécies colonizarem uma área, devido à saturação de disponibilidade de nichos (Elton 1958, Case 1990, Tilman 1999, Kennedy et al. 2002). Entretanto, assim como nesse estudo, muitos estudos empíricos têm encontrado relação positiva entre a riqueza de espécies nativas e não nativas (Gilbert e Lechowicz 2005, Gido et al. 2004, Perelman et al. 2007). A relação positiva entre o resíduo do melhor modelo que explicou a riqueza não nativa e a riqueza nativa parece indicar que os reservatórios analisados foram susceptíveis à invasão de espécies não nativas, mesmo aqueles que abrigaram comunidades mais diversas (Moyle e Light 1996, Guido e Brown 1999), isto é, locais com riqueza superior de espécies nativas não restringiu a oportunidade de colonização por espécies não nativas (Mack et al. 2000).

A riqueza de espécies não nativas foi relacionada positivamente ao tamanho dos ecossistemas estudados. Essa relação positiva têm sido registrada em diferentes escalas espaciais (Leprieur et al. 2008, Johnson et al. 2008, Blanchet et al. 2009), e sugerem a importância moduladora da heterogeneidade ambiental no sucesso de colonização de espécies não nativas. Os reservatórios das ecorregiões estudadas (alto rio Paraná e rio Iguaçu) apresentam extensas áreas alagadas quando comparadas a outras ecorregiões, e são caracterizados por uma elevada heterogeneidade ambiental quando considerada a zonação longitudinal (Gomes e Miranda 2001). Assim, a elevada disponibilidade de espaço físico, habitats e recursos nesses sistemas criam oportunidades de colonização e

podem facilitar o sucesso de estabelecimento de espécies nativas e não nativas adaptadas às condições ambientais produzidas pelos represamentos (Havel et al. 2005, Agostinho et al. 2008, Johnson et al. 2008). Além disso, é importante considerar que a fauna nativa de peixes neotropical é carente de espécies com pré-adaptações à colonização e estabelecimento em ambientes lacustres, como os reservatórios. Dessa forma, comunidades naturalmente insaturadas em adição à heterogeneidade ambiental de reservatórios maiores parecem suportar elevados níveis de diversidade de espécies nativas e não nativas.

A altitude também foi um importante fator relacionado à susceptibilidade de reservatórios à invasão de espécies de peixes não nativos. Reservatórios localizados em altitudes menores apresentaram maior susceptibilidade à invasão, verificado pela maior riqueza de espécies de peixes não nativos. A variação na altitude tem sido associada à posição na bacia hidrográfica e a gradientes longitudinais de produtividade primária, de forma que ambientes localizados em maiores altitudes (cabeceiras dos rios) tendem a apresentar menor produtividade primária e comunidade biológicas menos diversas (Vannote et al. 1980, Irz et al. 2002, Irz et al. 2004, Carol et al. 2005). Entretanto, nas bacias hidrográficas neotropicais que apresentam reservatórios construídos em cascata, os gradientes longitudinais de produtividade podem ser alterados pela fragmentação e regulação hidrológica induzida pelas barragens, produzindo gradientes de produtividade invertidos (Barbosa 1999). Assim, é difícil inferir que a relação negativa entre a riqueza de espécies não nativas e a altitude dos reservatórios seja reflexo indireto da variação na produtividade primária, uma vez que os reservatórios da bacia do Paraná são caracterizados por baixa produtividade primária (Gomes e Miranda 2001). Nesse contexto, a baixa produtividade primária dos reservatórios situados em altitude menores não parece ser um fator determinante na susceptibilidade à invasão. Um mecanismo que pode ter contribuído com a maior riqueza de espécies não nativas em reservatórios com menor altitude foi a eliminação do complexo de saltos e cachoeiras de Sete Quedas, após a construção da barragem de Itaipu. A construção desse empreendimento possibilitou a dispersão massiva de espécies do baixo para o alto Paraná (Júlio Jr. et al. 2009). Considerando que o canal principal do rio Paraná representou a principal rota de dispersão desse grupo, a fragmentação da bacia induzida pela presença de inúmeras barragens a montante de Itaipu pode ter limitado à dispersão da maioria das espécies do

baixo Paraná nos trechos mais a montante das sub-bacias estudadas (reservatórios situados em maior altitude).

A relação negativa entre a riqueza de espécies não nativas e a precipitação média anual foi contrária ao esperado pela hipótese de aceitação biótica. A precipitação tem sido reconhecida como um importante determinante da riqueza de espécies nativas e não nativas em estudos de escalas espaciais maiores (Leprieur et al. 2008, Blanchet et al. 2009). Entretanto, em escala local, relações negativas como as observadas nesse estudo têm sido atribuídas à covariação da precipitação com gradientes ambientais latitudinais (Gido et al. 2004, Han et al. 2008). No presente estudo, a relação espúria entre a riqueza de não nativas e a precipitação pode ser devido ao efeito da altitude na susceptibilidade à invasão em reservatórios, assim como pela pequena variação da produtividade devido à escala espacial estudada.

Variáveis relacionadas ao crescimento populacional humano e ao desenvolvimento econômico tem demonstrado que atividade humana representa o principal determinante nas taxas de invasão de peixes em escalas regional e global (Han et al. 2008, Leprieur et al. 2008, Blanchet et al. 2009, Kopp et al. 2009). Entretanto, em concordância com outros estudos realizados em escala local, a influência da atividade humana apresentou um papel secundário na facilitação à introdução de espécies em reservatórios. A relação positiva entre a riqueza de espécies não nativas e a densidade demográfica humana sugere que o aumento na pressão de propágulos induzida pela atividade humana pode elevar a riqueza de espécies não nativas nos reservatórios (Meador et al. 2003, Gido et al. 2004, Kopp et al. 2009). Entretanto, a despeito da baixa influência da atividade humana nos padrões espaciais de riqueza de espécies não nativas é importante considerar a natureza idiossincrática das introduções realizadas nos reservatórios das ecorregiões estudadas (alto rio Paraná e rio Iguaçu). A expressão da importância da atividade humana na introdução de espécies é influenciada pelo interesse deliberado de estabelecer espécies-alvo (Gido et al. 2004). Entretanto, uma parte representativa da riqueza total de espécies não nativas nos reservatórios foi resultado de introduções acidentais após a construção da barragem de Itaipu. Nesse caso, seria esperado que a colonização e estabelecimento desse grupo fossem mais influenciados por mecanismos naturais associados a hipóteses de nicho ecológico e por limitações de dispersão. Ainda, a maioria das espécies introduzidas deliberadamente na bacia foi

estocada nos reservatórios por concessionárias hidrelétricas, com a finalidade de enriquecer a produção da pesca artesanal (Agostinho et al. 2007). Esse vetor representa um importante mecanismo associado à introdução local de espécies, e a não inclusão desse mecanismo nos modelos analisados pode ter subestimado a importância da atividade humana na facilitação à introdução de espécies não nativas nos reservatórios.

A falta de protocolos de amostragem padronizados entre os diversos estudos conduzidos na região neotropical tem dificultado avaliações ecológicas em escalas espaciais maiores. Diferenças no esforço de amostragem podem produzir interpretações viesadas das relações entre a riqueza de espécies não nativas e as variáveis explanatórias selecionadas (Lapointe et al. 2012). O esforço de amostragem e a disponibilidade de registros atuais não foram uniformes através dos reservatórios das ecorregiões estudadas, uma vez que o banco de dados foi gerado a partir da compilação de estudos pretéritos, levando incertezas na distribuição espacial das espécies nativas e não nativas. Alguns procedimentos adotados nesse estudo como: a combinação de listas de espécies e registros de museu e o uso de procedimentos de reamostragem para calcular incertezas nas estimativas podem ajudar, respectivamente, a minimizar limitações na representação da composição das assembleias locais, e nas relações entre as variáveis dependente e explanatórias (Leprieur et al. 2008). Entretanto, as listas de espécies produzidas não capturaram mudanças temporais na composição das assembleias. Assim, sugere-se que validações do modelo e das relações descritas sejam feitas através de estudos padronizados e considerando a escala temporal.

REFERÊNCIAS

- Agostinho AA, Gomes LC, Pelicice FM (2007) Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil. EDUEM, Maringá
- Agostinho AA, Pelicice FM, Gomes LC (2008) Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to the diversity and fisheries. *Brazilian Journal of Biology* 68: 1119 – 1132
- Agostinho AA, Thomaz SM, Gomes, LC (2005) Conservation of the biodiversity of Brazil's Inland Waters. *Conservation Biology* 19: 646 – 652

- Attayde JL, Brasil J, Menescal RA (2011) Impacts of introducing Nile tilapia on the fisheries of a tropical reservoir in North-eastern Brazil. *Fisheries Management and Ecology* 18: 437 – 443
- Barbosa FAR, Pádisak J, Espíndola ELG, Borics G, Rocha O (1999) The Cascading Reservoir Continuum Concept (CRCC) and its application to the River Tiete Paulo State, Brazil. In: Tundisi JG, Straskraba M (eds) *Theoretical reservoir ecology and its application*. International Institute of Ecology. Backhuys, São Carlos pp 425–437
- Blanchet S, Leprieur F, Beauchard O, Staes J, Oberdorff T, Brosse S (2009) Broad-scale determinants of non-native fish species richness are context-dependent. *Proceedings of the Royal Society* 276: 2385 – 2394
- Carol J, Benejam L, Alcaraz C, Vila-Gispert A, Zamora L, Navarro E, Armengol J, García-Berthou E (2005) The effects of limnological features on fish assemblages of 14 Spanish reservoirs. *Ecology of Freshwater Fish* 15: 66 – 77
- Case TJ (1990) Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *Ecology* 87: 9610 – 9614
- Clavero M, Hermoso V (2010) Reservoirs promote the taxonomic homogenization of fish communities within river basins. *Biodiversity and Conservation* 20: 41 – 57
- Cohen NA, Carlton JT (1998) Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. *Science* 23: 555 – 558
- Cucherousset J, Dulce DA, Olden JD (2011) Ecological impacts of non-native freshwater fishes. *Fisheries (Bethesda)* 36: 215 – 230
- Davis MA, Thompson K, Grime P (2005) Invasibility: the local mechanism driving community assembly and species diversity. *Ecography* 28: 696 – 704
- Dudgeon D (2000) Large-scale hydrological changes in tropical Asia: prospects for riverine biodiversity. *BioScience* 50: 793 – 806
- Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, Kawabata ZI, Knowler DJ, Lévêque C, Naiman RJ, Prieur-Richard AH, Soto D, Stiassny MLJ, Sullivan CA (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 81: 163 – 82
- Elton CS (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London
- Fridley J, Stachowicz J, Naeem S, Sax D (2007) The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* 88: 3 – 17

- Gido K, Schaefer JF, Pigg J (2004) Patterns of fish invasions in the Great Plains of North America. *Biological Conservation* 118: 121 – 131
- Gilbert B, Lechowicz MJ (2005) Invasibility and abiotic gradients: the positive correlation between native and exotic plant diversity. *Ecology* 86: 1848 – 1855
- Graça WJ, Pavanelli CS (2007) Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. EDUEM, Maringá
- Gomes LC, Miranda LE (2001) Riverine characteristics dictate composition of fish assemblages and limit fisheries in reservoirs of the Upper Paraná River Basin. *Regulated Rivers: Research & Management* 17: 67 – 76
- Guegan JF, Lek S, Oberdorff T (1998) Energy availability and habitat heterogeneity predict global riverine fish diversity. *Nature* 391: 382 – 384
- Guido KB, Brown JH (1999) Invasion of North American drainage by alien fish species. *Freshwater Biology* 42: 387 – 399
- Han M, Fukushima M (2008) Species richness of exotic and endangered fishes in Japan's reservoirs. *Environmental Biology of Fishes* 83: 409 – 416
- Hoeinghaus DJ, Winemiller KO, Agostinho AA (2008) Hydrogeomorphology and river impoundment affect food-chain length in diverse Neotropical food webs. *Oikos* 117: 984 – 995
- Hoeinghaus DJ, Agostinho AA, Gomes LC, Pelicice FM, Okada EK, Latini JD, Kashiwaqui EAL, Winemiller KO (2009) Effects of river impoundment on ecosystem services of large tropical rivers: embodied energy and market value of artisanal fisheries. *Conservation Biology* 23: 1222 – 1231
- Irz P, Laurent A, Messad S, Pronier O, Argillier C (2002) Influence of site characteristics of fish community patterns in French reservoirs. *Ecology of Freshwater Fish* 11: 123 – 136
- Irz P, Argillier C, Oberdorff T (2004) Native and introduced fish species richness in French lakes: local and regional influences. *Global Ecology and Biogeography* 13: 335 – 344
- Jeschke JM, Strayer DL (2005) Invasion success of vertebrates in Europe and North America. *PNAS* 102: 7198 – 7202
- Johnson PT, Olden JD, Vander Zanden MJ (2008) Dam invaders: impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 357 – 363

- Júlio Jr HF, Dei Tós C, Agostinho AA, Pavanelli CS (2009) A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the upper rio Paraná basin. *Neotropical Ichthyology* 7: 709 – 718
- Kennedy TA, Naeem S, Howe KM, Knops JMH, Tilman D, Reich P (2002) Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417, 636–638
- Kopp D, Syväranta J, Figuerola J, Compin A, Santoul F, Céréghino R (2009) Environmental effects related to the local absence of exotic fish. *Biological Conservation* 142: 3207 – 3212
- Langeani B (2007) Diversidade da ictiofauna do Alto Rio Paraná : composição atual e perspectivas futuras. *Biota Neotropica* 7: 181 – 197
- Lapointe NWR, Thorson JT, Angermeier PL (2012) Relative roles of natural and anthropogenic drivers of watershed invasibility in riverine ecosystems. *Biological Invasions* 14: 1931 – 1945
- Leprieur F, Beauchard O, Blanchet S, Oberdorff T, Brosse S (2008) Fish invasions in the world's river systems: when natural processes are blurred by human activities. *PLoS Biology* 6: 404 – 410
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications* 10: 689 –710
- Marchetti MP, Light T, Moyle PB, Viers JH (2004) Fish invasions in California watersheds: testing hypotheses using landscape patterns. *Ecological Applications* 14: 1507 – 1525
- Meador MR, Brown LR, Short T (2003) Relations between introduced fish and environmental conditions at large geographic scales. *Ecological Indicators* 3: 81 – 92
- Menezes RF, Attayde JL, Rivera VF (2010) Effects of omnivorous filter-feeding fish and nutrient enrichment on the plankton community and water transparency of a tropical reservoir. *Freshwater Biology* 55: 767 – 779
- Menezes RF, Attayde JL, Lacerot G, Kosten S, Coimbra e Souza L, Costa LS, Nes EH, Jeppesen, E (2011) Lower biodiversity of native fish but only marginally altered plankton biomass in tropical lakes hosting introduced piscivorous *Cichla cf. ocellaris*. *Biological Invasions* 14: 1353 - 1363

- Moyle PB, Light T (1996) Biological invasions of fresh water: empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation* 78: 149 – 161
- Nally RMAC (2002) Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: further comments on identifying important predictor variables. *Biodiversity and Conservation* 11: 1397 – 1401
- New M, Lister D, Hulme M (2002) A high-resolution data set of surface climate over global land areas. *Climate Research* 21: 1 – 25
- Nogueira C, Buckup PA, Menezes NA, Oyakawa OT, Kasecker TP, Ramos Neto RB, Silva JMC (2010) Restricted-range fishes and the conservation of Brazilian freshwaters. *PLoS ONE* 5(6): e11390. doi:10.1371/journal.pone.0011390
- Oberdorff T, Guégan J, Hugueny B (1995) Global scale patterns of fish species richness in rivers. *Ecography* 18: 345 – 352
- Pelicice FM, Agostinho AA (2008) Fish fauna destruction after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) in a Neotropical reservoir. *Biological Invasions* 11: 1789 – 1801
- Perelman SB, Chaneton EJ, Batista WB, Burkart SE, León RJC (2007) Habitat stress, species pool size and biotic resistance influence exotic plant richness in the Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology* 78: 149 – 161
- Pimentel D, Lach L, Zuniga R, Morrison D (2000) Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience* 50: 53 – 65.
- Pimentel D, Zuniga R, Morrison D (2005) Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics* 52: 273 – 288
- Poulin R, Paterson RA, Townsend CR, Tompkins DM, Kelly DW (2011) Biological invasions and the dynamics of endemic diseases in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology* 56: 676 – 688
- Pringle CM, Freeman MC, Freeman BJ (2000) Regional effects of hydrologic alterations on riverine macrobiota in the New World: tropical – temperate comparisons. *BioScience* 50: 807 – 823
- Reis RE, Kullander SO, Ferraris CJ (2003) Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EDI-PUCRS, Porto Alegre

- Stohlgren TJ, Jarnevich C, Chong GW, Evangelista PH (2006) Scale and plant invasions: a theory of biotic acceptance. *Preslia* 78: 405 – 426
- Strayer D, Dudgeon D (2010) Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 344 – 358
- Taylor BW, Irwin RE (2004) Linking economic activities to the distribution of exotic plants. *PNAS* 101: 17725 – 17730
- Tilman D (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principals. *Ecology* 80: 1455 – 1474
- Vitule JRS, Lima Jr. DP, Pelicice FM, Orsi M, Agostinho AA (2012) Preserve Brazil's aquatic biodiversity. *Nature* 485: 309
- Vörösmarty CJ, McIntyre PB, Gessner MO, Dudgeon D, Prusevich A, Green P, Glidden S, Bunn SE, Sullivan CA, Liermann CR, Davies PM (2010) Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* 467: 555 – 561

3 HIT THE ROAD JACK: IMPORTÂNCIA DA DISTÂNCIA DA FONTE, CONECTIVIDADE E ESTRATÉGIAS DE HISTÓRIA DE VIDA NA COLONIZAÇÃO DE PEIXES NÃO NATIVOS EM RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS

RESUMO

A dinâmica de dispersão e colonização de espécies não nativas tem sido associada a processos neutros e de nicho ecológico. Entretanto, poucos estudos têm quantificado a contribuição relativa dessas teorias no processo de colonização de espécies não nativas. Nesse contexto, foi avaliada a influência de: i) conectividade e distância da fonte doadora de propágulos ii) variáveis ambientais locais e regionais, e iii) características de história de vida na colonização de espécies não nativas em 62 reservatórios do alto rio Paraná, após a eliminação de um filtro geográfico natural. A riqueza de espécies não nativas foi estimada através da compilação de listas de espécies de estudos científicos e técnicos, além de registros de museus zoológicos. Para representar a influência de mecanismos neutros foram calculadas medidas de conectividade e distância entre cada reservatório e a barragem de Itaipu. Para representar a influência do nicho ecológico foram utilizadas variáveis ambientais (área, altitude, precipitação média anual, temperatura média anual do ar e produtividade primária líquida terrestre) e de história de vida das espécies (comprimento máximo e de primeira maturação gonadal, fecundidade, longevidade, taxa de crescimento e tipos de desova e migração). A colonização de espécies não nativas nos reservatórios estudados foi inferida com a riqueza e frequência de ocorrência de espécies provenientes do baixo rio Paraná, que alcançaram a região estudada através do reservatório de Itaipu. Dessa forma, as hipóteses foram testadas em duas etapas. Primeiramente, para avaliar a relação entre a riqueza de espécies não nativas e as variáveis explanatórias (conectividade, distância da fonte e características ambientais) foi utilizado um modelo linear generalizado. A contribuição independente de cada variável explanatória foi quantificada através de um modelo de partição hierárquica. A importância de cada mecanismo ecológico (neutro e de nicho) foi calculada somando os valores de contribuição independente das variáveis explanatórias. Em seguida, a frequência de ocorrência das espécies não nativas nos reservatórios foi correlacionada com os padrões de história de vida sumarizados pelos escores gerados por uma análise de coordenadas principais (PCoA) aplicada às características de história de vida dessas espécies não nativas. A riqueza de espécies não nativas foi correlacionada positivamente à conectividade à Itaipu e à área dos reservatórios e negativamente à distância de Itaipu. A frequência de ocorrência de espécies não nativas foi correlacionada positivamente, embora marginalmente, à estratégia de história de vida oportunista. De acordo com esses resultados, variáveis explanatórias que representaram mecanismos neutros foram mais importantes na explicação dos padrões espaciais de riqueza de espécies não nativas em comparação com fatores ambientais descritores do mecanismo de nicho ecológico. Diferentemente de muitos estudos de invasão, os resultados desse estudo demonstraram que fatores relacionados à dispersão, como a presença de barreiras e sistemas de transposição, aliada às características de história de vida oportunista, foram os principais determinantes da colonização de peixes não nativos.

Palavras-chave: Invasão. Sistemas de transposição. Barreiras. Bacia do rio Paraná. Processo neutro. Processo de nicho.

HIT THE ROAD JACK: IMPORTANCE OF DISTANCE FROM THE SOURCE, CONNECTIVITY AND LIFE HISTORY STRATEGIES IN THE COLONIZATION OF NEOTROPICAL RESERVOIRS BY NON-NATIVE FISH SPECIES

ABSTRACT

The dispersal and colonization dynamics of non-native fish species has been associated with ecological mechanisms based in neutral and niche models. However, few studies have objectively quantified the relative contribution of these theories in the processes of colonization by non-native species. In this study, we evaluated the influence of i) connectivity and distance from donor source of propagules; ii) local and regional environmental variables iii) life history characteristics, on the process of colonization by non-native species in 62 reservoirs of the upper Parana River, after the elimination of a natural geographical filter. The species composition of each reservoir was obtained from the available literature, technical reports, and zoological museums records, and then values of local native and non-native richness were calculated. To represent the influence of factors related to neutral mechanisms measures of connectivity and distance between each reservoir and Itaipu Reservoir and were calculated. To represent the influence of ecological niche, environmental variables (area, altitude, average annual rainfall, mean annual temperature of the air and terrestrial net primary productivity) and life history of species (maximum length and first maturation, fertility, longevity, growth rate and types of migration and spawning) were used. The colonization of non-native fish species in the reservoirs was inferred with the richness and frequency of occurrence of species from the lower Paraná River, which reached the region by Itaipu Reservoir. Thus, the neutral and niche hypotheses were tested in two stages. First, to assess the relationship between non-native species richness and the explanatory variables (connectivity, distance from source and environmental characteristics) a generalized linear model was used. The independent contribution of each explanatory variable was quantified using a hierarchical partitioning model. The ecological importance of each mechanism (neutral and niche) was calculated by summing the values of independent contribution of the explanatory variables. Then, the frequency of occurrence of non-native species in the reservoirs was correlated with patterns of life history summarized by scores generated by a principal coordinate analysis (PCoA) applied to the life history characteristics of these non-native species. The non-native species richness was positively correlated with connectivity to Itaipu and the area of the reservoirs and negatively correlated to distance from Itaipu. The frequency of occurrence of non-native species was positively correlated, albeit marginally, to the opportunistic life history strategy. According to these results, exploratory variables that represented neutral mechanisms were most important in explaining spatial patterns of non-native species richness compared to environmental factors related to ecological niche mechanism. Unlike many studies of invasion, the results of this study demonstrated that factors related to dispersal, such as the presence of barriers and fish passages, combined with the characteristics of opportunistic life history strategy, were the main determinants of colonization by non-native fish.

Keywords: Invasion. Fish passages. Barriers. Paraná River basin, Neutral process. Niche process.

3.1 INTRODUÇÃO

Impactos ecológicos induzidos por espécies invasoras têm representado uma preocupação latente para ecólogos, uma vez que as introduções podem resultar na redução da biodiversidade de comunidades ecológicas e na alteração das funções de ecossistemas (Olson et al. 2002, Menezes et al. 2010, Attayde et al. 2011). Nesse contexto, a compreensão dos mecanismos associados ao sucesso de colonização dessas espécies representa uma informação fundamental para elaboração de medidas preventivas de introdução, controle e erradicação de espécies invasoras (García-Berthou 2007).

De forma geral, o sucesso de colonização de espécies não nativas tem sido atribuído a dois tipos de processos centrais determinantes da estrutura de comunidades: processos neutros e os baseados no nicho ecológico (Havel et al. 2002, Fargione et al. 2003, Ribeiro et al. 2008, Espínola et al. 2009). De acordo com os modelos baseados em processos neutros, todas as espécies são consideradas equivalentes ecológicas, de forma que o sucesso de colonização da invasora depende da possibilidade de dispersão e da estrutura espacial dos ecossistemas (Hubbell 2001, Fargione et al. 2003, Friedley et al. 2007, Muneeppeerakul et al. 2008). Por outro lado, baseando-se nas predições de modelos de nicho ecológico, o sucesso de colonização de uma espécie não nativa depende basicamente de condições ambientais (bióticas e abióticas) favoráveis e da capacidade intrínseca adaptativa da espécie invasora (García-Berthou 2007). Por exemplo, para peixes de água doce, o sucesso de colonização de espécies não nativas tem sido relacionado à seleção de características de história de vida mais oportunistas (Marchetti et al. 2004, Vila-Gispert et al. 2005, Ribeiro et al. 2008), e a gradientes de heterogeneidade ambiental dos ecossistemas (Leprieur et al. 2008, Blanchet et al. 2009, Lapointe et al. 2012).

Apesar de muitos estudos defenderem a prevalência da atuação de apenas um dos processos no sucesso de colonização das espécies (Fargione et al. 2003, Herben et al. 2004, Levine et al. 2004), estudos recentes têm demonstrado que ambos mecanismos podem operar simultaneamente (Wiser et al. 1998, Havel et al. 2002, Tilman 2004, Leibold e McPeck 2006, Cadotte 2007, Vergnon et al. 2009). Entretanto, a despeito dos efeitos potenciais dessa combinação, poucos estudos têm quantificado explicitamente a importância relativa de cada processo (neutro e de nicho ecológico) nos padrões de

colonização de espécies não nativas. Essa lacuna é ainda mais evidente para ecossistemas aquáticos neotropicais. Apesar de abrigar elevada biodiversidade aquática e elevados níveis de invasão em alguns ecossistemas (Leprieur et al. 2008), padrões e mecanismos relacionados à colonização de espécies não nativas tem sido sistematicamente negligenciados em regiões situadas em latitudes menores (García-Berthou 2007).

No presente estudo foi investigada a influência relativa de variáveis que representam os processos neutros e de nicho ecológico na colonização de peixes não nativos provenientes do baixo Paraná, em 62 reservatórios do alto Paraná, após a eliminação de um filtro geográfico (Júlio Jr. et al. 2009, Vitule et al. 2012). O sistema de estudo representa uma importante oportunidade para compreender a atuação de processos neutros e de nicho na colonização de peixes, porque os reservatórios analisados estão distribuídos em amplo gradiente espacial (latitudinal e longitudinal) e apresentam diferentes graus de conexão com a região de Itaipu, a qual foi considerada a fonte doadora de propágulos para a colonização do alto Paraná. Os objetivos principais do estudo foram avaliar a influência de variáveis relacionadas: 1) ao processo neutro, representado pela conectividade e a distância da fonte doadora de propágulos; 2) ao processo de nicho ecológico, descrito por duas dimensões, a ambiental (fatores abióticos locais e regionais dos reservatórios) e a biológica (características de história de vida das espécies não nativas) na colonização dos reservatórios. Considerando evidências que os reservatórios da região do alto Paraná apresentaram diferentes graus de susceptibilidade às invasões de espécies de peixes não nativos (Capítulo 1) e a observação de relação negativa entre a riqueza de espécies do baixo Paraná e a distância de Itaipu (Ferreira 2012), será testada a hipótese de que mecanismos neutros associados à limitação de dispersão seriam mais importantes no processo de colonização de reservatórios do que mecanismos de nicho ecológico.

3.2 MÉTODOS

3.2.1 Área de estudo

A bacia do alto rio Paraná drena quase toda a região sul-central do Brasil, abrangendo uma extensão correspondente a 10,5% do território brasileiro (891.000

km²), onde se concentram aproximadamente 30% da população do país (Agostinho et al. 2008). No entorno da bacia estão localizados os principais centros urbanos, industriais e agrícolas do Brasil. Problemas ambientais resultante dessas atividades humanas, como poluição, eutrofização, alteração e fragmentação de habitats por barragens, exploração pesqueira e introdução de espécies não nativas têm representado os principais determinantes de alteração da estrutura das comunidades aquáticas e de perda da biodiversidade aquática regional (Agostinho et al. 2008; Fernandes et al. 2009).

A formação do reservatório da usina de Itaipu (25°24' S e 54°35' W), terceiro maior empreendimento em área alagada do alto Paraná, inundou um complexo de saltos e cachoeiras conhecido como Sete Quedas, considerado um dos maiores complexos do mundo. As Sete Quedas correspondiam a um filtro geográfico efetivo à dispersão da maioria das espécies pertencentes à duas províncias zoogeográficas: a ictiofauna do baixo e a do alto rio Paraná (Ringuelet 1975, Bonetto 1986, Abell et al. 2008, Júlio Júnior et al. 2009; Vitule et al. 2012). Contudo, após a completa formação do reservatório de Itaipu em 1982, o intercâmbio de espécies de peixes entre as duas ecorregiões foi possível, e a ocorrência de espécies endêmicas do baixo Paraná começou a ser registrada em estudos de longa duração no alto rio Paraná (Júlio Jr et al. 2009).

Para o presente estudo, foram utilizadas informações provenientes de 62 reservatórios do alto rio Paraná, distribuídos em sete sub-bacias hidrográficas (Piquiri, Ivaí, Paranapanema, Tietê, Grande, Paranaíba e Corumbá), incluindo aqueles situados na calha principal do rio Paraná, a montante do reservatório de Itaipu.

3.2.2 Banco de Dados

A composição das assembleias de peixes de 62 reservatórios foi obtida através da compilação de listas de espécies de artigos científicos, livros, teses, dissertações e relatórios técnicos (APÊNDICE I). Adicionalmente, as listas foram complementadas com registros de material depositado nos museus zoológicos da Universidade de São Paulo (MZUSP), Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ), Universidade Estadual de Maringá (NUP), Universidade Estadual de Londrina (MZUEL), Universidade Estadual Paulista (DZSJRP) e Museu de História Natural Capão da

Imbuia (MHNCI). De acordo com Nogueira et al. (2010), o conjunto do material biológico depositado nesses museus representa o melhor registro de diversidade de peixes de água doce brasileiros.

Após a construção das listas, uma matriz geral (reservatórios x espécies) foi analisada e corrigida por um especialista do Museu de Ictiologia da Universidade Estadual de Maringá (Dr. Weferson Júnio da Graça). Considerou-se espécie não nativa para a região estudada apenas as espécies provenientes do baixo rio Paraná, as quais foram classificadas a partir Langeani et al. (2007), Júlio Jr. et al. (2009) e Graça e Pavanelli (2007). Entretanto, nos casos em que houve discordância entre os autores citados sobre a origem de algumas espécies foi utilizada a classificação de Graça e Pavanelli (2007). A riqueza de espécies não nativas, ou seja, o número de espécies de peixes do baixo rio Paraná em cada reservatório, foi utilizada como uma medida indireta do sucesso de colonização dessas espécies nos reservatórios do alto rio Paraná.

3.2.3 Variáveis descritoras da hipótese neutra e de nicho ecológico

De acordo com o conceito de neutralidade, espécies são consideradas equivalentes ecológicas, sendo a diferença na riqueza de espécies (ou abundância) observada entre comunidades explicada por diferentes possibilidades de dispersão e pela estrutura espacial (Hubbell 2001, Fargione et al. 2003, Friedley et al. 2007, Muneeppeerakul et al. 2008). Nesse contexto, foram calculadas duas variáveis explanatórias para representar a influência do processo neutro na colonização dos reservatórios do alto Paraná por espécies provenientes do baixo rio Paraná: a conectividade e a distância de cada reservatório à barragem de Itaipu, uma vez que foi a construção desse reservatório (1982) que proporcionou a dispersão dessas espécies. A conectividade entre cada reservatório e a barragem de Itaipu foi representada por uma variável binária (conectado = 1; desconectado = 0), que indica a possibilidade de uma espécie do baixo Paraná ter alcançado cada um dos 62 reservatórios estudados. Um reservatório foi considerado conectado à região do reservatório de Itaipu, se e somente se: a) foi construído após 1982 (ano que Itaipu foi concluída); b) apresentou algum sistema de transposição na barragem que permitisse o movimento ascendente de peixes pela bacia; e que c) não apresentou alguma barragem a jusante que não atendessem as características a e b, ou seja, que tenha barrado o movimento ascendente de espécies de

peixes. Foram considerados sistemas de transposição as escadas e elevadores de peixes, os canais de interligação entre reservatórios e eclusas de navegação. Apesar de alguns autores discutirem que sistemas de transposição podem ser seletivos quanto à passagem de espécies de peixes, foi assumido que todas as espécies não nativas foram aptas a utilizar os sistemas de transposição considerados nesse estudo. A distância de cada reservatório até a barragem de Itaipu (pelo curso d'água; km) foi calculada através da ferramenta Régua (opção Caminho), utilizando o programa GoogleTM Earth.

Para representar a influência do processo de nicho ecológico, na dimensão ambiental, foram utilizadas as variáveis em escala local e regional: área alagada do reservatório (km²), altitude (m), precipitação média anual (mm) e temperatura média anual do ar (°C). Os valores de área dos reservatórios foram obtidos de Agostinho et al. (2007) e os valores de altitude, precipitação e temperatura foram obtidos através de New et al. (2002). Os padrões de variação das variáveis explanatórias utilizadas nas análises estão sumarizados na Tabela I.

Tabela 1. Estatísticas descritivas das variáveis explanatórias obtidas de 62 reservatórios do alto rio Paraná. CV(%) = coeficiente de variação.

Variáveis	Média	Mínimo	Máximo	CV
Distância de Itaipu	947,2	0	1437	34,3
Área do reservatório	230,4	0,05	2250	182,3
Altitude	623,8	224,1	995,7	30
Precipitação	95,4	72,3	132,3	10,6
Temperatura do ar	20,8	17,4	24,2	8,4

3.2.4 Características de história de vida das espécies

A colonização dos reservatórios, avaliada também através da frequência de ocorrência das espécies não nativas, foi confrontada com a influência da dimensão biológica do nicho ecológico, representado pelas características de história de vida de cada espécie não nativa. Para isso foram utilizadas as variáveis: comprimento máximo (cm) e de primeira maturação gonadal (L50; cm), longevidade (anos), tipo de

fecundação (interna ou externa), fecundidade (número de ovócitos maduros eliminados em cada desova), tipo de desova (parcelada ou total), cuidado parental (presente ou ausente), tipo de migração (espécie sedentária ou migradora de longa distância) e taxa de crescimento (k). A variação da fecundidade registrada para a espécie na literatura foi enquadrada em categorias de acordo com Olden e Kennard (2010): 1) < 100 ovócitos; 2) entre 100 – 1000 ovócitos; 3) entre 1000 e 10000 ovócitos; 4) entre 10000 e 100000 ovócitos e; 5) valor maior que 100000 ovócitos. As informações sobre as características de história de vida foram obtidas de Vazzoler 1996, Gubiani et al. (2012), Suzuki et al. (2004), Froese e Pauly (2000).

3.2.5 Análise dos dados

Para avaliar a influência das variáveis explanatórias descritoras da dimensão ambiental do nicho ecológico e de processos neutros na variação da riqueza de espécies não nativas do baixo Paraná foi utilizada uma análise de regressão de *Poisson* (modelo linear generalizado; GLM). Todas as variáveis do modelo foram previamente log-transformadas para atender os pressupostos da análise de regressão. A distribuição da variável resposta utilizada foi a de *Poisson* por representar dados de contagem e a função de ligação *log*. A seleção das variáveis explanatórias do modelo foi realizada através de uma abordagem *stepwise backward*, e o modelo mais plausível escolhido foi aquele com menor valor de Akaike (AIC).

Para quantificar a contribuição independente (I) de cada variável explanatória do modelo selecionado foi calculado um modelo de partição hierárquica (Nally, 2002). Modelos de partição hierárquica são recomendados em estudos ecológicos observacionais, nos quais as variáveis explanatórias tendem a apresentar multicolinearidade (Lapointe et al. 2012) pois se consegue estimar a influência independente da variável explanatória (não compartilhada com outras variáveis) sobre a variável resposta. Para controlar o efeito do esforço amostral, o qual não foi padronizado entre os locais devido à natureza do banco de dados (compilação de diversos estudos) foram calculados intervalos de confiança (IC = 0,95) para as estimativas dos valores de I através de procedimentos de re-amostragem (*bootstrapping methods*). Os intervalos de confiança foram construídos a partir de 10.000 simulações

de re-amostragem. Para avaliar a importância de cada hipótese (dimensão ambiental do nicho e neutro), os valores de I de cada variável foram somados, conforme seu agrupamento descrito na formulação das hipóteses.

Para avaliar a influência das características de história de vida das espécies não nativas na colonização dos reservatórios foi adotado o seguinte protocolo analítico: primeiramente, os padrões de história de vida das espécies foram sumarizados através de uma análise de coordenadas principais (PCoA). Foi utilizada uma matriz de dissimilaridade de Gower, a qual permite a inclusão de dados mistos (variáveis contínuas, discretas e ordinais). Os escores das coordenadas principais gerados foram utilizados como indicadores dos gradientes de história de vida. A influência de cada característica biológica na formação das coordenadas principais foi avaliada através do coeficiente de estrutura. Em seguida, os escores das coordenadas principais foram correlacionados com a frequência de ocorrência das espécies não nativas nos 62 reservatórios estudados.

Todas as análises estatísticas foram calculadas com o programa *R*. O mapa temático com a distribuição dos valores de riqueza de espécies não nativos em cada reservatório foi construído com o programa SAM.

3.3 RESULTADOS

Foram registradas 24 espécies não nativas provenientes do baixo Paraná nos 62 reservatórios analisados (Tabela 2). O valor de riqueza média dos reservatórios foi de 2,6 espécies, variando 0 a 21 espécies por reservatórios (CV = 153%) (Figura 1). As espécies não nativas mais frequentes nos reservatórios foram *Metynnis lippincottianus*, *Schizodon borellii*, *Parauchenipterus galeatus*, *Triportheus nematurus*, *Astronotus crassipinnis* e *Satanoperca pappaterra* (Tabela 2).

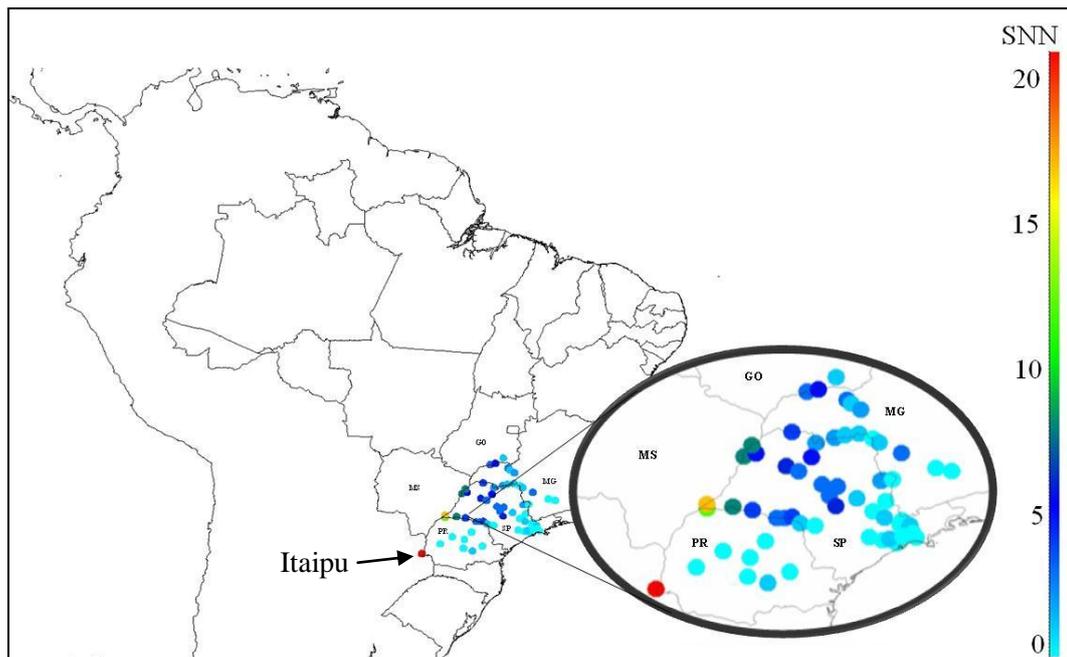


Figura 1. Distribuição espacial da riqueza de espécies de peixes provenientes do baixo rio Paraná nos 62 reservatórios do alto rio Paraná.

Tabela 2. Frequência de ocorrência de espécies do baixo rio Paraná registradas em 62 reservatórios do alto Paraná.

Espécies	Código	Frequência
<i>Ageneiosus inermis</i> (Linnaeus, 1766)	1	4,8
<i>Ageneiosus ucayalensis</i> Castelnau, 1855	2	1,6
<i>Astronotus crassipinnis</i> (Heckel, 1840)	3	21
<i>Catathyridium jenynsii</i> (Günther, 1862)	4	4,8
<i>Erythrinus erythrinus</i> (Bloch, 1801)	5	1,6
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> (Agassiz, 1829)	6	11,3
<i>Hypophthalmus edentatus</i> Spix & Agassiz, 1829	7	6,5
<i>Loricariichthys platymetopon</i> Isbrücker & Nijssen, 1979	8	9,7
<i>Loricariichthys rostratus</i> Reis & Pereira, 2000	9	1,6
<i>Metynnis lippincottianus</i> (Cope, 1870)	10	29
<i>Parauchenipterus galeatus</i> (Linnaeus, 1766)	11	22,6
<i>Pimelodus ornatus</i> Kner, 1858	12	4,8
<i>Potamotrygon motoro</i> (Müller & Henle, 1841)	13	3,2
<i>Pterygoplichthys ambrosettii</i> (Holmberg, 1893)	14	8,1
<i>Pterodoras granulosus</i> (Valenciennes, 1821)	15	6,5
<i>Pygocentrus nattereri</i> Kner, 1858	16	1,6
<i>Rhamphichthys hahni</i> (Meinken, 1937)	17	6,5
<i>Roeboides descavadensis</i> Fowler, 1932	18	12,9
<i>Satanoperca pappaterra</i> (Heckel, 1840)	19	21
<i>Schizodon borellii</i> (Boulenger, 1900)	20	25,8
<i>Serrasalmus marginatus</i> Valenciennes, 1837	21	17,7
<i>Steindachnerina brevipinna</i> (Eigenmann & Eigenmann, 1889)	22	11,3
<i>Trachydoras paraguayensis</i> (Eigenmann & Ward, 1907)	23	3,2

Dos 62 reservatórios considerados, 30% apresentou algum tipo de sistema de transposição, entre eles, escadas, canais e elevadores para peixes, além de eclusas para navegação. Desses, os mais comuns foram as eclusas para navegação (40%) e as escadas para peixes (30%). Os canais de ligação e elevadores de peixes foram menos frequentes (20% e 10% respectivamente).

O conjunto de variáveis explanatórias selecionadas no modelo de regressão explicou 73% da riqueza de espécies (Tabela 3). De acordo com o modelo, a variação na riqueza de espécies não nativas do baixo Paraná foi relacionada positivamente à conectividade e à área dos reservatórios e negativamente à distância dos reservatórios até a barragem de Itaipu (Figura 2; Tabela 3). A combinação de variáveis explanatórias neutras (conectividade e distância de Itaipu) explicou uma proporção maior da variação na riqueza de espécies não nativas, em comparação às variáveis descritoras da dimensão ambiental do nicho (área do reservatório; Tabela 3).

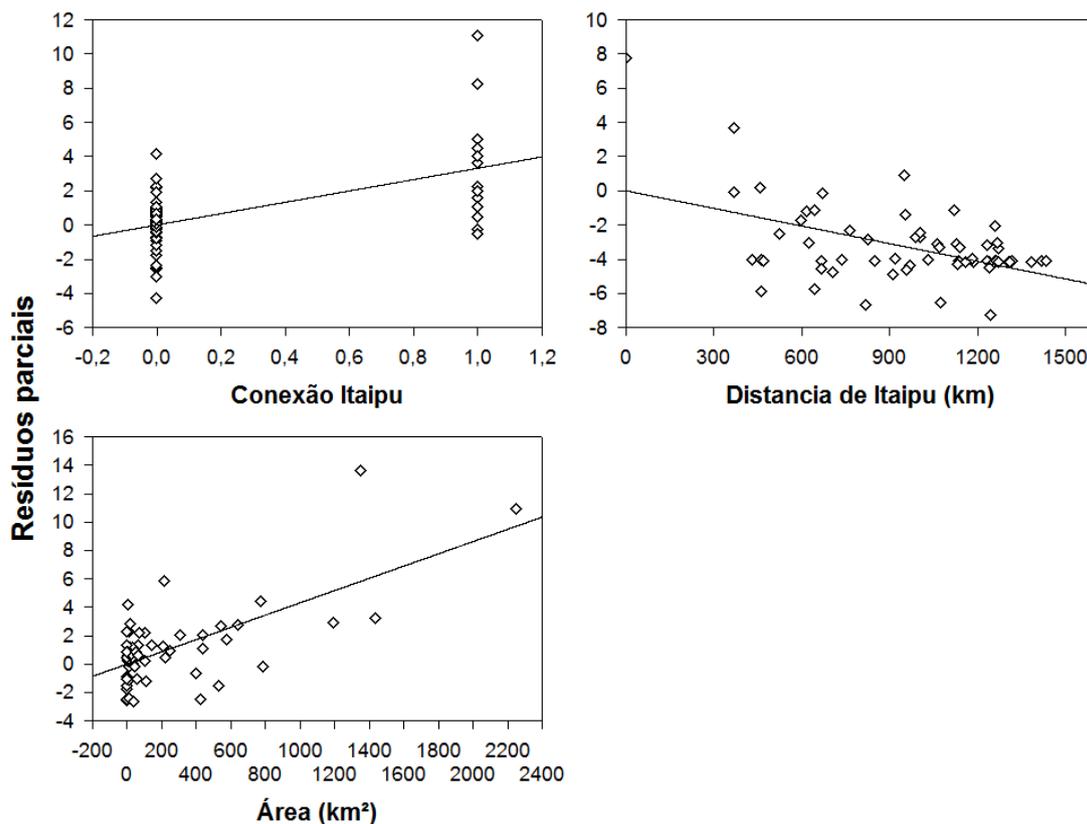


Figura 2. Relações parciais entre os resíduos do modelo GLM e as variáveis explanatórias da riqueza de espécies não nativas em 62 reservatórios da bacia do alto rio Paraná.

Tabela 3. Resultados do modelo de regressão aplicado para explicar a variação da riqueza de espécies de peixes provenientes do baixo Paraná registrados em 62 reservatórios da bacia do alto rio Paraná. *I* = contribuição individual das variáveis explanatórias.

Variáveis explanatórias	Estimativa	IC(0,95)	Pr(> z)	<i>I</i>	IC (0,95) <i>Bootstrapping</i>
Intercepto	5,39	-5,95 – 16,33	0,34	-	-
Conectividade	0,51	0,06 – 0,96	0,02	24	28 – 32
Distância de Itaipu	-1,05	-1,30 – -0,80	<0,01	40	31 – 49
Área	17,60	11,53 – 23,80	<0,01	9	2 – 16

As duas primeiras coordenadas principais da PCoA sumarizaram 85,3% da variação das características de história de vida das espécies não nativas. A ordenação gráfica dos escores das duas primeiras coordenadas principais indicou a predominância das estratégias de história de vida oportunista e de equilíbrio (*sensu* Winemiller e Rose, 1992) (Figura 3). A primeira coordenada principal sumarizou um gradiente relacionado ao crescimento das espécies, de forma que aquelas que apresentaram menores valores de escores apresentaram comprimento corporal e de primeira maturação menores e valores de taxa de crescimento maiores (Tabela 4). A segunda coordenada principal sumarizou um gradiente de investimento na prole, de forma que espécies com menores valores de escores apresentam menor fecundidade e a presença de cuidado parental (Tabela 4).

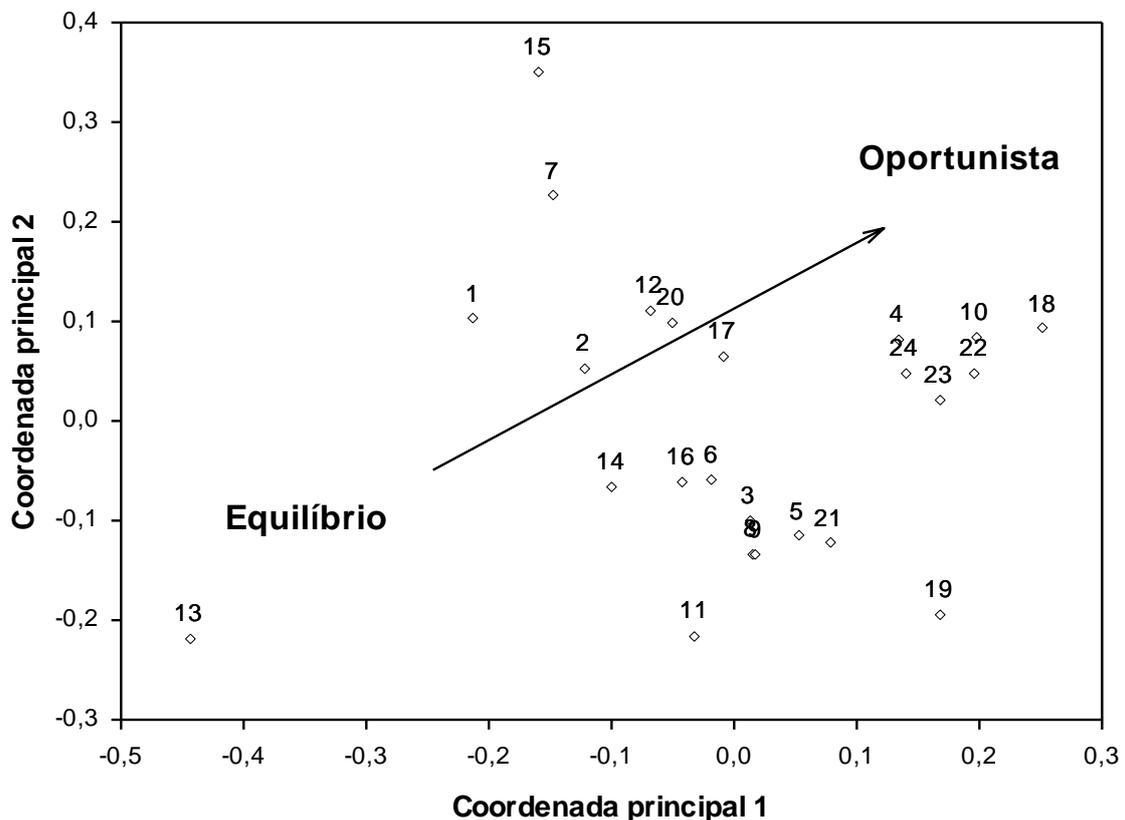


Figura 3. Escores da análise de coordenadas principais aplicada às características de história de vida de 24 espécies não nativas provenientes do baixo Paraná. Os números no gráfico representam as espécies descritas na Tabela 2.

Tabela 4. Coeficientes de estrutura da análise de coordenadas principais aplicada às características de história de vida de peixes do baixo Paraná. Os valores em negrito representam correlações significativas (Pearson) entre as variáveis biológicas e as duas coordenadas principais.

Variável	PCoA1	PCoA2
Comprimento máximo	-0,78	0,40
Comprimento de primeira maturação	-0,86	0,23
Longevidade	-0,76	0,44
Tipo de fecundação	0,59	0,22
Fecundidade	0,18	0,69
Tipo de desova	-0,49	-0,13
Cuidado parental	-0,17	-0,85
Tipo de migração	-0,20	0,32
Taxa de crescimento (k)	0,86	-0,16
Explicação de variação (%)	47,2	38,1

Somente a primeira coordenada principal foi marginalmente associada à frequência de ocorrência das espécies não nativas ($R = 0,40$; $P = 0,054$; Figura 4). A relação indicou que espécies com tamanho corporal e de primeira maturação menores e taxas de crescimento maiores colonizaram maior número de reservatórios (Figura 4).

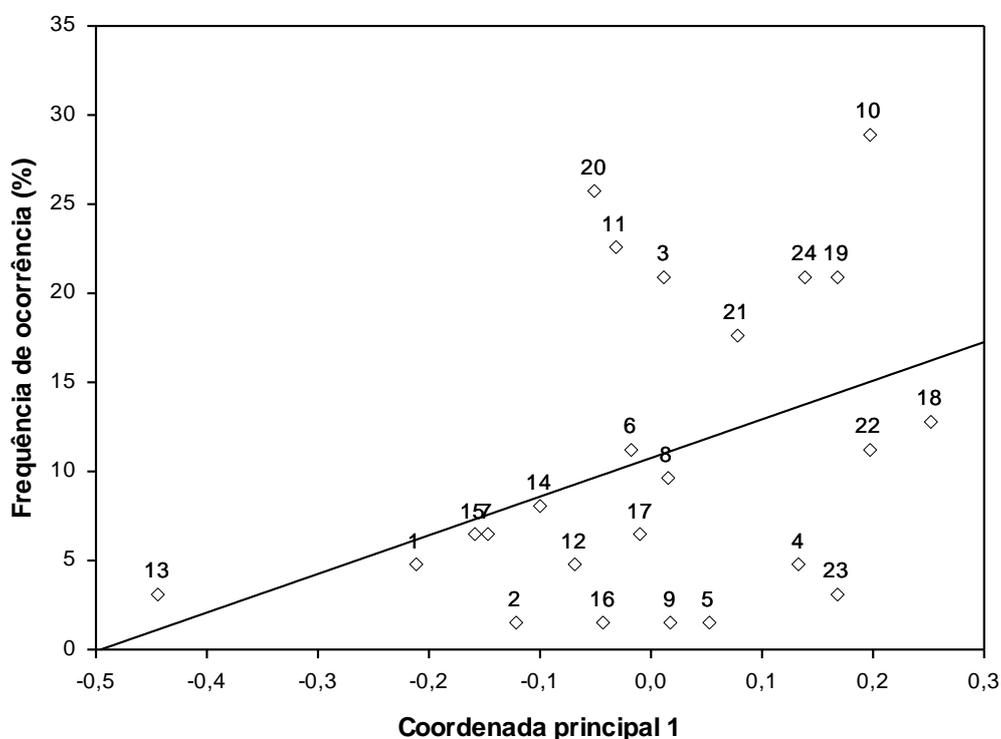


Figura 4. Relação entre a frequência de ocorrência de espécies de peixes do baixo Paraná e a primeira coordenada principal resumindo características de história de vida. Os números no gráfico representam as espécies descritas na Tabela 2

3.4 DISCUSSÃO

Em concordância com a hipótese inicial desse estudo, após o alagamento dos saltos de Sete Quedas, mecanismos neutros foram importantes na colonização das espécies não nativas do baixo Paraná nos reservatórios do alto Paraná, assim como características de história de vida. De acordo com os resultados observados, fatores relacionados à limitação à dispersão das espécies e características físicas dos ambientes representaram os principais determinantes dos padrões espaciais de riqueza não nativa, quando comparados com a dimensão ambiental do nicho ecológico.

A criação de barreiras e rotas artificiais através da atividade humana tem representado um papel central na dispersão de organismos aquáticos não nativos em ecossistemas fluviais (Havel et al. 2002, Havel et al. 2005, Rahel 2007). O padrão espacial de riqueza observado nesse estudo foi determinado em parte pela combinação complexa do histórico de construção das barragens localizadas a montante de Itaipu, da fragmentação geográfica produzida por parte dessas barragens e pela possibilidade de dispersão através de sistemas de transposição. Como observado, a presença de barragens sem sistemas de transposição e construídas antes na barragem de Itaipu no canal principal e de tributários do rio Paraná limitou o movimento ascendente e a colonização da maior parte dos reservatórios localizados nas cabeceiras dos tributários do rio Paraná.

Por outro lado, a presença de sistemas de transposição em algumas barragens parece possibilitar a conectividade entre diferentes reservatórios e a região do reservatório de Itaipu, formando um mosaico de paisagens interconectadas, o qual potencialmente pode ser colonizado por diferentes espécies não nativas. A presença de sistemas de transposição e de canais artificiais tem sido positivamente relacionada ao número de espécies não nativas em bacias de drenagem norte americanas (Marchetti et al. 2004). Em reservatórios brasileiros, a construção de sistemas de transposição de peixes tem sido adotada por concessionárias hidrelétricas como medida de manejo para garantir a migração reprodutiva de espécies nativas, particularmente espécies migradoras e de grande porte. Entretanto, estudos recentes têm demonstrado que esses sistemas apresentam baixa eficiência para esse propósito, além de funcionar como armadilhas ecológicas e impedir movimentos bidirecionais de peixes (Pelicice e Agostinho 2008; Pompeu et al. 2012). Os resultados desse estudo sugerem que em

adição aos problemas descritos acima, esses mecanismos podem atuar como facilitadores na dispersão ascendente de espécies não nativas.

Relações negativas entre a riqueza de espécies não nativas e a distância da fonte doadora de propágulos tem sido registradas para diversos grupos de invasores (Bossenbroek et al. 2001, Rouget e Richardson 2003, Havel et al. 2005), incluindo peixes (Ferreira 2012). Esse padrão tem sido associado à natureza idiossincrática das dinâmicas temporais entre os processos de dispersão e colonização de novos ambientes por diferentes espécies não nativas. Diferenças na habilidade de colonização e dispersão das espécies podem resultar em padrões de riqueza espacialmente heterogêneos (Havel et al. 2005). Entretanto, ao longo do tempo, com o aumento no número de locais colonizados por um número maior de espécies não nativas são esperadas tendências de homogeneização no padrão de riqueza regional. Nesse contexto, o padrão espacial de riqueza de espécies não nativas observado pode ser transitório, à medida que novas colonizadoras alcancem reservatórios interconectados.

Fatores relacionados às características dos reservatórios apresentaram um papel secundário no padrão espacial de riqueza de espécies não nativas do baixo Paraná. Reservatórios da bacia do Paraná apresentam grandes áreas alagadas quando comparados à de outras regiões e são caracterizados por elevada heterogeneidade longitudinal (Gomes e Miranda 2001). Espécies não nativas encontram nesses ambientes condições favoráveis de colonização, uma vez que a disponibilidade de habitats não parece ser um fator limitador nesses sistemas. Como resultado, esses reservatórios têm suportado um elevado número de espécies não nativas (Capítulo 1). A combinação das relações observadas nesse estudo indicou que reservatórios conectados e mais próximos ao reservatório de Itaipu apresentaram maiores valores de colonização. Esse padrão foi semelhante às previsões de modelos de metapopulação do tipo continente-ilha, em que manchas maiores e mais próximas da fonte doadora de propágulos têm maiores probabilidades de colonização (Hanski 1998).

As espécies não nativas que colonizaram os reservatórios do alto Paraná foram caracterizadas pela seleção de estratégias de história de vida oportunista e de equilíbrio. Esses resultados foram similares aos encontrados em outros estudos em ecossistemas temperados (Marchetti et al. 2004, Moyle e Marchetti 2006, Olden et al. 2006, Ribeiro et al. 2008), considerando esse estágio da invasão. De acordo com o modelo proposto

por Winemiller e Rose (1992), espécies com estratégia de história vida de equilíbrio tendem a apresentar maior sucesso de colonização em ambientes mais estáveis, enquanto que espécies oportunistas apresentam características favoráveis à colonização de ambientes mais variáveis (distúrbios mais frequentes). Reservatórios podem apresentar ambas as características dependendo de diversos fatores locais, como por exemplo, o regime de variação hidrométrica induzido pela operação das barragens e processos ontogenéticos associados ao envelhecimento. Por exemplo, alguns reservatórios podem sofrer variações elevadas no nível hidrométrico, enquanto outros apresentam pequenas variações anuais. Nesse sentido, a importância da seleção de espécies oportunistas e de equilíbrio na colonização dos reservatórios pode estar relacionada com outros mecanismos que não foram analisados nesse estudo, e que necessitam de maior investigação.

Espécies oportunistas apresentaram maior sucesso na colonização dos reservatórios analisados. Esse resultado foi concordante com padrões de colonização de espécies nativas observados nos estágios iniciais de formação de reservatórios neotropicais (Agostinho et al. 1999). Espécies com tamanho corporal e de primeira maturação menores, e com elevadas taxas de *turnover* populacional apresentam maior habilidade em ocupar habitats alterados, aumentando sua abundância no período de colonização do reservatório (Agostinho et al. 1999). Entretanto, o padrão observado nesse estudo foi contrário a outros estudos de invasão biológica que predizem que o sucesso no processo de invasão é associado positivamente ao tamanho corporal e longevidade das espécies não nativas (Vila-Gispert et al. 2005, Moyle e Marchetti 2006, Ribeiro et al. 2008, Vitule et al. 2012). Com relação à diferença desses padrões é importante considerar a natureza do processo e os vetores de introdução das espécies em ambos os casos. Espécies colonizadoras com maiores tamanhos e longevidades têm sido comuns em introduções intencionais, particularmente em casos em que as espécies-alvo são piscívoras de médio e grande porte. Para esse estudo, as espécies foram selecionadas naturalmente pela sua capacidade de se dispersar e colonizar novos ambientes. Wyatt e Carlton (2002) enfatizam que em processos naturais organismos menores apresentam maiores capacidades de dispersão e colonização (*r*-estrategistas), e que colonizações induzidas pela atividade homem podem produzir seleções artificiais de aspectos biológicos e padrões contrários aos descritos nesse estudo.

REFERÊNCIAS

- Abell R, Thieme ML, Revenga C, Bryer M, et al. (2008) Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience*, 58: 403 – 414
- Agostinho AA, Miranda LE, Bini LM, Gomes LC, Thomaz SM, Suzuki HI (1999) Patterns of colonization in neotropical reservoirs, and prognoses on aging. In: Tundisi JG, Straškraba M (eds) *Theoretical reservoir ecology and its application*. International Institute of Ecology and Backhuys Publishers, São Carlos, pp 227 – 265
- Agostinho AA, Gomes LC, Pelicice FM (2007) *Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil*. EDUEM, Maringá
- Agostinho AA, Pelicice FM, Gomes LC (2008) Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Brazilian Journal of Biology* 68: 1119 – 32
- Attayde JL, Brasil J, Menescal RA (2011) Impacts of introducing Nile tilapia on the fisheries of a tropical reservoir in North-eastern Brazil. *Fisheries Management and Ecology* 18
- Blanchet S, Leprieur F, Beauchard O, Staes J, Oberdorff T, Brosse S (2009) Broad-scale determinants of non-native fish species richness are context-dependent. *Proceedings of the Royal Society* 276: 2385 – 2394
- Bonetto AA (1986) The Paraná River system. In: Davies B, Walker KF. (eds) *The ecology of river systems*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, pp 541 – 555
- Bossenbroek JM, Kraft CE, Nekola JC (2001) Prediction of long-distance dispersal using gravity models: zebra mussel of inland lakes. *Ecological Applications* 11: 1778 – 1788
- Cadotte MW (2007) Concurrent niche and neutral processes in the competition-colonization model of species coexistence. *Proceedings of Biological Sciences / The Royal Society* 274: 2739 – 2744
- Espínola LA, Minte-Vera CV, Júlio Jr. H F (2009) Invasibility of reservoirs in the Paraná Basin, Brazil, to *Cichla kelberi* Kullander and Ferreira, 2006. *Biological Invasions* 12: 1873 – 1888

- Fargione J, Brown CS, Tilman D (2003) Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. *Proc Natl Acad Sci USA* 100: 8916 – 8920
- Fernandes R, Agostinho AA, Ferreira EA, Pavanelli CS, Suzuki HI, Lima DP, Gomes LC (2009) Effects of the hydrological regime on the ichthyofauna of riverine environments of the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology* 69: 669 – 680
- Ferreira EA (2012) Padrões de invasão e diferenciação taxonômica da fauna de peixes de uma ecorregião neotropical após a eliminação de um filtro geográfico natural. Doutorado (Exame Geral de Qualificação). Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, Maringá
- Fridley J, Stachowicz J, Naeem S, Sax D (2007) The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* 88: 3 – 17
- Froese R, Pauly D (2000) Fishbase 2000: concepts, design and data sources. ICLARM, Los Baños, Laguna, Philippines, 344.
- García-Berthou E (2007) The characteristics of invasive fishes: what has been learned so far? *Journal of Fish Biology* 71: 33 – 55
- Gomes LC, Miranda LE (2001) Riverine characteristics dictate composition of fish assemblages and limit fisheries in reservoirs of the Upper Paraná River Basin. *Regulated Rivers: Research & Management* 17: 67 – 76
- Graça WJ, Pavanelli CS (2007) Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. EDUEM, Maringá
- Gubiani EA, Gomes LC, Agostinho AA (2012) Estimates of population parameters and consumption/biomass ratio for fishes in reservoirs, Paraná State, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 10: 177 – 188
- Hanski I (1998) Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41 – 49
- Havel JE, Shurin JB, Jones JR (2002) Estimating dispersal from patterns of spread: spatial and local control of lake invasions. *Ecology* 83: 3306 – 3318
- Havel JE, Lee CE, Zanden MJV (2005) Do reservoirs facilitate invasions into landscapes. *BioScience* 55: 518 – 525
- Herben T, Mandák B, Bímová K, Munzbergová Z. (2004) Invasibility and species richness of a community: a neutral model and a survey of published data. *Ecology* 85: 3223 – 3233

- Hermoso V, Clavero M, Blanco-Garrido F, Prenda J (2011) Invasive species and habitat degradation in Iberian streams: an analysis of their role in freshwater fish diversity loss. *Ecological Applications* 21: 175 – 88
- Hubbell SP (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, New Jersey
- Johnson PT, Olden JD, Vander Zanden, MJ (2008) Dam invaders: impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 357 – 363
- Júlio Jr. HF, Dei Tós C, Agostinho AA, Pavanelli CS (2009) A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the upper rio Paraná basin. *Neotropical Ichthyology* 7: 709 – 718
- Langeani B (2007) Diversidade da ictiofauna do alto rio Paraná: composição atual e perspectivas futuras. *Biota Neotropica* 7: 181-197
- Lapointe NWR, Thorson JT, Angermeier PL (2012) Relative roles of natural and anthropogenic drivers of watershed invasibility in riverine ecosystems. *Biological Invasions*.
- Leibold MA, McPeck MA (2006) Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 87: 1399 – 1410
- Leprieur F, Beauchard O, Blanchet S, Oberdorff T, Brosse S (2008) Fish invasions in the world's river systems: when natural processes are blurred by human activities. *PLoS Biology* 6: 404 – 410
- Levine JM, Adler PB, Yelenik SG (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 10: 975 – 989
- Marchetti MP, Moyle, PB, Levine R (2004) Invasive species profiling ? Exploring the characteristics of non-native fishes across invasion stages in California. *Freshwater Biology* 49: 646 – 661
- Menezes RF, Attayde JL, Rivera VF (2010) Effects of omnivorous filter-feeding fish and nutrient enrichment on the plankton community and water transparency of a tropical reservoir. *Freshwater Biology* 55: 767 – 779
- Moyle PB, Marchetti MP (2006) Predicting invasion success: freshwater fishes in California as a model. *BioScience* 56: 515 – 524

- Muneepeerakul R, Bertuzzo E, Lynch HJ, Fagan WF, Rinaldo A, Rodriguez-Iturbe I (2008) Neutral metacommunity models predict fish diversity patterns in Mississippi – Missouri basin. *Nature* 453: 220 – 223
- New M, Lister D, Hulme M (2002) A high-resolution data set of surface climate over global land areas. *Climate Research* 21: 1 – 25
- Nogueira C, Buckup PA, Menezes NA, Oyakawa OT, Kasecker TP, Ramos Neto RB, Silva JMC (2010) Restricted-range fishes and the conservation of Brazilian freshwaters. *PloS One* 5 e11390
- Olden JD, Kennard MJ (2010) Intercontinental comparison of fish life-history strategies along a gradient of hydrologic variability. In: Gido KB, Jackson DA (eds) *Community Ecology of Stream Fishes: Concepts, Approaches, and Techniques*. American Fisheries Society Symposium 73 pp 83 – 107
- Olden JD, Poff NL, Bestgen KR (2006) Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado River Basin. *Ecological Monographs* 76: 25 – 40
- Olson DM, Dinerstein E, Powell GVN, Wikramanayake ED (2002) Conservation biology for the biodiversity in crisis. *Conservation Biology* 16: 1 – 3
- Pelicice FM, Agostinho AA (2008) Fish-passage facilities as ecological traps in large Neotropical rivers. *Conservation Biology* 22: 180 – 188
- Pompeu PS, Agostinho AA, Pelicice FM (2012) Existing and future challenges: the concept of successful fish passage in South America. *River Research and Applications* 28: 504 – 512
- Rahel FJ (2007) Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater Biology* 52: 696 – 710
- Ribeiro F, Elvira B, Collares-Pereira MJ, Moyle PB (2007) Life-history traits of non-native fishes in Iberian watersheds across several invasion stages: a first approach. *Biological Invasions* 10: 89 – 102
- Ringuelet R (1975) Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur* 2: 1 – 151
- Rouget M, Richardson DM (2003) Inferring process from pattern in plant invasions: a semimechanistic model incorporating propagule pressure and environmental factors. *American Naturalist* 162: 713 – 724

- Suzuki HI, Vazzoler AEAM, Marques, EE, Lizama, MLAP (2004) Reproductive ecology of the fish assemblage. In: Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn NS (eds) The Upper Paraná River and its Floodplain: physical aspects, ecology and conservation. Bachuys Publishers, The Netherlands, pp 1 – 17
- Tilman D (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 101: 10854 – 10861
- Vazzoler, AEAM (1996) *Biologia e reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. EDUEM, Maringá
- Vergnon R, Dulvy NK, Freckleton RP (2009) Niches versus neutrality: uncovering the drivers of diversity in a species-rich community. *Ecology letters* 12: 1079 – 1090
- Vila-Gispert A, Alcaraz C, García-Berthou E (2005) Life-history traits of invasive fish in small Mediterranean streams. *Biological Invasions* 7: 107 – 116
- Vitule JRS, Skóra F, Abilhoa V (2012) Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Diversity and Distributions* 18: 111 – 120
- Winemiller KO, Rose KA (1992) Patterns of life history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 2196 – 2218
- Wiser S, Allen RB, Clinton PW, Platt KH (1998) Community structure and forest invasion by an exotic herb over 23 years. *Ecology* 79: 2071 – 2081
- Wyatt T, Carlton JT (2002) Phytoplankton introductions in European coastal waters: why are so few invasions reported? In: Briand F (ed) *Alien marine organisms introduced by ships in the Mediterranean and Black Seas*. Conseil International pour l'Exploration de la Mer Méditerranée, Workshop Monographs 20, pp 41 – 48

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados demonstraram que os reservatórios das ecorregiões estudadas (alto rio Paraná e rio Iguaçu) apresentaram uma elevada susceptibilidade às invasões por espécies de peixes não nativos associada à heterogeneidade ambiental, e que podem suportar uma elevada riqueza de espécies não nativas. Ainda, mecanismos associados à atividade humana podem atuar de forma sinérgica elevando a susceptibilidade desses ambientes. Esses resultados representam uma importante informação para medidas de manejo. Considerando que os reservatórios apresentam um elevado potencial para novos colonizadores em decorrência da susceptibilidade, medidas de fiscalização e controle de novas introduções precisam ser intensificadas na bacia. Ainda, práticas de manejo antigas, como a estocagem de peixes não nativos nos reservatórios, precisam ser revistas emergencialmente. Finalmente, assumindo os resultados desse estudo, em cenários de crescimento populacional humano, desenvolvimento econômico e o estímulo de criação de espécies não nativas dentro dos reservatórios (Vitule et al. 2012), são esperados aumentos nas taxas de invasão nas ecorregiões do alto rio Paraná e rio Iguaçu.

Adicionalmente, os resultados observados contribuem no entendimento de mecanismos relacionados à colonização de espécies não nativas em reservatórios neotropicais, após um evento extraordinário de invasão biológica. No caso, mecanismos neutros mais foram importantes no processo de colonização espacial dos reservatórios quando comparados à dimensão ambiental do nicho ecológico, assim como características de história de vida das espécies. Esse resultado tem importantes implicações nas medidas de conservação adotadas para fauna de peixes regional. Considerando que filtros ambientais não parecem representar obstáculos para a colonização de reservatórios, o controle na disseminação de espécies não nativas deve ser focado no bloqueio de rotas de dispersão. Nesse contexto, considerando que sistemas de transposição podem atuar como facilitadores de dispersão de espécies não nativas, a construção dessas obras como método de manejo precisa ser revistas para reservatórios brasileiros.

APÊNDICE A

Relação dos reservatórios do rio Paraná cujas informações foram utilizadas no tópico 2 (n = 76) e 2 (n = 62). Bacia = bacia ou sub-bacia hidrográfica a qual o reservatório pertence; * reservatórios excluídos das análises do tópico 3.

Reservatório	Bacia	Latitude	Longitude	Fonte
1 Itaipu	Paraná	-25.43	-54.59	Oliveira et al. 2004
2 Porto Primavera	Paraná	-22.45	-52.88	CESP 2001
3 Jupia (Sousa Dias)	Paraná	-20.78	-51.63	CESP 2000
4 Ilha Solteira	Paraná	-20.38	-51.36	CESP 2000
5 Iraí*	Iguaçu	-25.37	-49.2	Rodrigues et al. 2005
6 Piraquara*	Iguaçu	-25.45	-49.15	Rodrigues et al. 2005
7 Passaúna*	Iguaçu	-25.52	-49.37	Rodrigues et al. 2005
8 Salto do Vau*	Iguaçu	-26.08	-51.25	Rodrigues et al. 2005
9 Foz do Areia*	Iguaçu	-26.08	-51.65	Rodrigues et al. 2005
10 Segredo*	Iguaçu	-25.78	-52.1	Rodrigues et al. 2005
11 Curucaca*	Iguaçu	-25.53	-51.8	Rodrigues et al. 2005
12 Jordão*	Iguaçu	-25.75	-52.08	Rodrigues et al. 2005
13 Cavernoso*	Iguaçu	-25.67	-53.17	Rodrigues et al. 2005
14 Salto Santiago*	Iguaçu	-25.65	-52.62	Rodrigues et al. 2005
15 Salto Osório*	Iguaçu	-25.53	-53.03	Rodrigues et al. 2005
16 UJMF*	Iguaçu	-25.58	-53.12	Rodrigues et al. 2005
17 Caxias*	Iguaçu	-25.55	-53.5	Rodrigues et al. 2005
18 Santa Maria	Piquiri	-25	-51.5	Rodrigues et al. 2005
19 Melissa	Piquiri	-24.67	-53.23	Rodrigues et al. 2005
20 Mourão	Ivaí	-24.1	-52.33	Rodrigues et al., 2005
21 Patos	Ivaí	-25.22	-50.82	Rodrigues et al. 2005
22 Rosana	Paranapanema	-22.6	-52.87	Rodrigues et al. 2005
23 Taquaruçu	Paranapanema	-22.54	-52	Rodrigues et al. 2005
24 Capivara	Paranapanema	-22.66	-51.34	Rodrigues et al. 2005
25 Apucarantina	Paranapanema	-23.75	-50.9	Rodrigues et al. 2005
26 Fiu*	Paranapanema	-23.75	-50.9	Luiz et al. 2003
27 Harmonia	Paranapanema	-24.33	-51.42	Rodrigues et al. 2005
28 Alagados	Paranapanema	-24.83	-50.08	Luiz et al. 2003
29 Canoas I	Paranapanema	-22.94	-50.52	Rodrigues et al. 2005
30 Canoas II	Paranapanema	-22.94	-50.25	Rodrigues et al. 2005
31 Salto Grande	Paranapanema	-22.9	-50	Rodrigues et al. 2005
32 Chavantes	Paranapanema	-23.13	-49.73	Rodrigues et al. 2005
33 Jurumirim	Paranapanema	-23.21	-49.23	Carvalho e Silva 1999
34 Três Irmãos	Tietê	-20.67	-51.22	Eco Con Am/Com AES Tiete 2007
35 Nova Avanhandava	Tietê	-21.12	-50.2	Eco Con Am/Com AES Tiete 2007
36 Promissão	Tietê	-21.3	-49.78	Eco Con Am/Com AES Tiete 2007
37 Ibitinga	Tietê	-21.76	-48.99	Eco Con Am/Com AES Tiete 2007

38	Gavião Peixoto	Tietê	-21.83	-48.48	Esguícero e Arcifa 2011
39	Bariri	Tietê	-22.15	-48.75	Eco Con Am/Com AES Tiete 2007
40	Lobo	Tietê	-22.25	-47.82	Velludo 2007
41	Barra Bonita	Tietê	-22.52	-48.53	Pettesse, Petrere Jr., Spigolon 2007
42	Americana	Tietê	-22.7	-47.28	Castro e Arcifa 1987
43	Salto Grande	Tietê	-22.7	-47.27	Barrella e Petrere Jr. 2003
44	Atibainha	Tietê	-23.17	-46.37	Castro e Arcifa 1987
45	Cachoeira	Tietê	-23.03	-46.3	Castro e Arcifa 1987
46	Jaguari	Tietê	-23.2	-46.03	CESP 2001
47	Itupararanga	Tietê	-23.61	-47.4	Smith e Petrere Jr. 2007
48	Pedro Beicht	Tietê	-23.72	-46.95	Castro e Arcifa 1987
49	Billings	Tietê	-23.7	-46.67	Costa 1998
50	Rio Grande	Tietê	-23.77	-46.52	Costa 1998
51	Rio das Pedras	Tietê	-23.82	-46.48	Costa 1998
52	Guarapiranga	Tietê	-23.67	-46.72	Barbieri et al. 2000
53	Taiapuê	Tietê	-23.58	-46.27	Castro & Arcifa 1987
54	Ponte Nova	Tietê	-23.47	-45.93	Giamas et al. 2004
55	Ribeirão do campo	Tietê	-23.63	-45.82	Castro e Arcifa 1987
56	Água Vermelha	Grande	-19.92	-50.01	Eco Con Am/Com AES Tiete 2007
57	Marimondo	Grande	-20.3	-49.2	Furnas Centrais Elétricas 2002c
58	São José do Rio Preto	Grande	-20.8	-49.35	Andrade 2003
59	Porto Colômbia	Grande	-20.12	-48.57	Furnas Centrais Elétricas 2002a
60	Volta Grande	Grande	-20.03	-48.22	Braga 2001
61	Igarapava	Grande	-19.98	-47.75	Bizzotto 2006
62	Luiz C. B. Carvalho (Estreito)	Grande	-20.15	-47.28	Furnas Centrais Elétricas 2002c
63	Euclides da Cunha	Grande	-21.6	-46.95	Eco Con Am/Com AES Tiete 2007
64	Limoeiro	Grande	-21.63	-47.01	Eco Con Am/Com AES Tiete 2007
65	Caconde	Grande	-21.58	-46.62	Eco Con Am/Com AES Tiete 2007
66	Mogi Guaçu	Grande	-22.35	-46.85	Eco Con Am/Com AES Tiete 2007
67	Mascarenhas de Moraes	Grande	-20.29	-47.07	Furnas Centrais Elétricas 2002b
68	Furnas	Grande	-20.66	-46.32	Santos & Formagio 2007
69	Funil (Eng. José Mendes Jr.)	Grande	-21.19	-45.15	Souza-Hojo 2008
70	Itutinga	Grande	-21.29	-44.62	Alves et al. 1998
71	Cachoeira Dourada	Paranaíba	-18.5	-49.5	Marçal 2009
72	Itumbiara	Paranaíba	-18.42	-49.12	Vono 2002
73	Capim Branco I	Paranaíba	-18.79	-48.15	Rêgo 2008
74	Miranda	Paranaíba	-18.92	-48.01	Vono 2002
75	Nova Ponte	Paranaíba	-19.13	-47.69	Vono 2002
76	Corumbá	Paranaíba	-17.99	-48.52	UEM, Nup/Furnas 2001

REFERÊNCIAS

- Alves CBM, Godinho AL, Godinho HP, Torquato VC (1998) A ictiofauna da represa de Itutinga, Rio Grande (Minas Gerais-Brasil). *Revista Brasileira de Biologia* 58: 121 – 129
- Andrade VXL (2003) Ictiofauna da Represa Municipal de São José do Rio Preto, SP, rio Preto, afluente do rio Turvo, drenagem do rio Grande: Diversidade e Reprodução. Dissertação (Mestrado). Aquicultura, Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho, Jaboticabal
- Barbieri G, Campos EC, Teixeira Filho AR, Vermulm Jr. H, Giamas MTD (2000) Avaliação qualitativa da comunidade de peixes da represa de Guarapiranga, São Paulo. *Boletim Técnico do Instituto de Pesca* 30: 1 – 21
- Barrella W, Petrere Jr. M (2000) Fish community alterations due to pollution and damming in Tietê and Paranapanema Rivers (Brazil). *River Research Applications* 19: 59 – 76
- Bizzoto PM (2006) Trânsito de peixes na escada da UHE-Igarapava, rio Grande, alto rio Paraná. Dissertação (Mestrado). Zoologia de Vertebrados, Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte
- Braga FMS (2001) Reprodução de peixes (Osteichthyes) em afluentes do Reservatório de Volta Grande, rio Grande, sudeste do Brasil. *Iheringia, Sér. Zool.* 91: 67 – 74
- Carvalho ED, Silva VFB (1999) Aspectos ecológicos da ictiofauna e da produção pesqueira do reservatório de Jurumirim (alto do rio Parapanema, São Paulo). In: Henry R (ed). *Ecologia de reservatórios: estrutura, função e aspectos sociais*. Botucatu: FUNDIBIO/FAPESP, pp 769 – 800
- Castro RM, Arcifa MS (1987) Comunidades de peixes de reservatórios no sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 47: 493 – 500
- CESP (2000) Programa de manejo pesqueiro: plano de trabalho 2000 – 2001. São Paulo, 74f., il. (algumas color.)
- CESP (2001) UHE Engenheiro Sérgio Motta, programa de monitoramento da ictiofauna e recursos pesqueiros: período 1999-2001. São Paulo, 39 p., il. (algumas color.)
- Costa MP (1998) A ictiofauna como indicadora da qualidade ambiental do complexo Billings, São Paulo. Dissertação (Mestrado). *Ecologia Geral*, Universidade de São Paulo, São Paulo

Eco Consultoria Ambiental e Comércio/AES Tietê. (2007). Programas de gestão ambiental AES Tietê S.A.: manejo pesqueiro, monitoramento da qualidade da água e manejo da flora. Promissão, SP, il. (algumas color.) + anexos

Esguícero ALH, Arcifa MS (2011) The fish fauna of the Jacaré-Guaçu River basin, Upper Paraná River basin. *Biota Neotropica* 11: 103 – 114

Santos GB, Formagio PS (2007) Caracterização da ictiofauna e da pesca artesanal do reservatório de Furnas. Relatório Técnico, SEAP/SECTES/FUNDEP-UFGM, 63p.

Furnas Centrais Elétricas. Estação de Hidrobiologia e Piscicultura (2002a). Programa de estudo da ictiofauna no reservatório da UHE Porto Colômbia (1998 – 2002): relatório anual. São José da Barra, MG, 35 f., il. (algumas color.)

Furnas Centrais Elétricas. Estação de Hidrobiologia e Piscicultura (2002b) Programa de estudo da ictiofauna no reservatório da UHE Mal. Mascarenhas de Moraes (1998 – 2002): relatório anual. São José da Barra, MG, 33 f., il. (algumas color.)

Furnas Centrais Elétricas. Estação de Hidrobiologia e Piscicultura (2002c) Programa de estudo da ictiofauna no reservatório da UHE Marimbondo (1996 – 2002): relatório anual. São José da Barra, MG, 34 f., il. (algumas color.).

Giamas MTD, Campos EC, Camara JJC, Junior HV, Barbieri G (2004) A ictiofauna da represa de Ponte Nova, Salesópolis (São Paulo) - bacia do alto Tietê. *Boletim do Instituto de Pesca*, 30: 25 – 34

Luiz EA, Gomes LC, Agostinho AA, Bulla CK (2003) Influência de processos locais e regionais nas assembléias de peixes em reservatórios do Estado do Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 25: 107 – 114

Marçal AS (2009) Composição, estrutura e fatores determinantes da ictiofauna de um reservatório neotropical: Cachoeira Dourada, Goiás – Minas Gerais, Brasil. Dissertação (Mestrado). Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos

Oliveira EF, Goulart E, Minte-Vera CV (2004) Fish diversity along spatial gradients in the Itaipu Reservoir, Paraná, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 64: 447 – 458

Pettesse ML, Petreire Jr. M, Spigolon RJ (2007) Adaptation of the reservoir fish assemblage index (rfai) for assessing the Barra Bonita Reservoir (São Paulo, Brazil). *River Research and Applications* 23: 595 – 612

Rêgo ACL (2008) Composição, abundância e dinâmica reprodutiva e alimentar de populações de peixes de um reservatório recém-formado (UHE - Capim Branco I/MG). Dissertação (Mestrado). Ecologia e Conservação dos recursos naturais, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia

Rodrigues L, Thomaz SM, Agostinho AA, Gomes LC (2005) Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais. RIMA, São Carlos

Smith WS, Petrere Jr. M (2007) Fish, Itupararanga Reservoir, Sorocaba River Drainage, São Paulo, Brazil. Check List 3: 131 – 136

Souza-Hojo DM (2008) Composição e alimentação da ictiofauna da área de influência da usina hidrelétrica de Funil, localizada no rio Grande, região Sul do Estado de Minas Gerais. Dissertação (Mestrado). Aqüicultura, Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho, Jaboticabal

Universidade Estadual de Maringá, Nupélia/Furnas (2001) Estudos ictiológicos na área de influência do AHE Corumbá: biologia e ecologia de peixes do reservatório de Corumbá – bases para manejo. Elaborado por Agostinho AA [et al.]. Maringá, 356p., il. Relatório Técnico

Velludo MR (2007) Ecologia trófica da comunidade de peixes do reservatório do Lobo (Broa), Brotas-Itirapina/SP, com ênfase à introdução recente da espécie alóctone *Cicha kelberi* (Perciformes, Cichlidae). Dissertação (Mestrado). Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos

Vono V (2002) Efeitos da implantação de duas barragens sobre a estrutura da comunidade de peixes do rio Araguari (bacia do alto Paraná, MG). Tese (Doutorado). Ecologia, Conservação, e Manejo de Vida Silvestre, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte

APÊNDICE B

Lista das 228 espécies registradas nos 76 reservatórios da ecorregião do alto rio Paraná e do rio Iguaçu. SN = espécies classificadas como nativas da ecorregião do alto rio Paraná e rio Iguaçu. SNN = espécies classificadas como não nativas, provenientes de outras ecorregiões, que não as do rio Paraná e rio Iguaçu; SBP = espécies não nativas no alto rio Paraná, provenientes do baixo rio Paraná. * Espécies não nativas, provenientes do baixo Paraná, utilizadas no tópico 3.

Espécies	SN	SNN	SBP
<i>Acestrorhynchus lacustres</i>	x		
<i>Ageneiosus inermis</i> *			x
<i>Ageneiosus militaris</i>	x		
<i>Ageneiosus ucayalensis</i> *			x
<i>Ancistrus</i> sp.	x		
<i>Apareiodon affinis</i>	x		
<i>Apareiodon ibitiensis</i>	x		
<i>Apareiodon piracicabae</i>	x		
<i>Apareiodon vittatus</i>	x		
<i>Aphyocharax anisitsi</i>	x		
<i>Aphyocharax dentatus</i>	x		
<i>Aphyocharax</i> sp.	x		
<i>Apteronotus albifrons</i>	x		
<i>Apteronotus</i> sp.	x		
<i>Astronotus crassipinnis</i> *			x
<i>Astyanax</i> aff. <i>Fasciatus</i>	x		
<i>Astyanax</i> aff. <i>Paranae</i>	x		
<i>Astyanax altiparanae</i>	x		
<i>Astyanax bifasciatus</i>	x		
<i>Astyanax bockmanni</i>	x		
<i>Astyanax dissimilis</i>	x		
<i>Astyanax gymnogenys</i>	x		
<i>Astyanax gymnodontus</i>	x		
<i>Astyanax jordanensis</i>	x		
<i>Astyanax minor</i>	x		
<i>Astyanax schubarti</i>	x		
<i>Astyanax serratus</i>	x		
<i>Astyanax</i> spp.	x		
<i>Astyanax</i> sp.	x		
<i>Astyanax</i> sp. 1	x		
<i>Astyanax</i> sp. i	x		
<i>Astyanax</i> sp. L	x		
<i>Auchenipterus osteomystax</i>	x		
<i>Australoheros</i> sp.	x		
<i>Brycon nattereri</i>	x		
<i>Brycon</i> cf. <i>opalinus</i>		x	
<i>Brycon orbignyanus</i>	x		

<i>Bryconamericus iheringi</i>	X	
<i>Bryconamericus ikaa</i>	X	
<i>Bryconamericus</i> sp.	X	
<i>Bryconamericus stramineus</i>	X	
<i>Bryconamericus turiuba</i>	X	
<i>Callichthys callichthys</i>	X	
<i>Catathyridium jenynsii*</i>		X
<i>Characidium</i> aff. <i>zebra</i>	X	
<i>Characidium fasciatum</i>	X	
<i>Characidium xanthopteron</i>	X	
<i>Cichla kelberi</i>		X
<i>Cichla piquiti</i>		X
<i>Cichla</i> sp. 1	X	
<i>Cichla</i> sp. 2	X	
<i>Cichlasoma paranaense</i>	X	
<i>Clarias gariepinus</i>		X
<i>Colossoma macropomum</i>		X
<i>Corydoras paleatus</i>	X	
<i>Corydoras aeneus</i>	X	
<i>Corydoras difluviatilis</i>	X	
<i>Corydoras erhardti</i>	X	
<i>Crenicichla britskii</i>	X	
<i>Crenicichla haroldoi</i>	X	
<i>Crenicichla iguassuensis</i>	X	
<i>Crenicichla jaguarensis</i>	X	
<i>Crenicichla niederleinii</i>	X	
<i>Crenicichla tesay</i>	X	
<i>Crenicichla</i> sp.	X	
<i>Ctenopharyngodon idella</i>		X
<i>Cyphocharax modestus</i>	X	
<i>Cyphocharax nagelii</i>	X	
<i>Cyprinus carpio</i>		X
<i>Eigenmannia</i> sp.	X	
<i>Eigenmannia trilineata</i>	X	
<i>Eigenmannia virescens</i>	X	
<i>Erythrinus erythrinus*</i>		X
<i>Galeocharax knerii</i>	X	
<i>Geophagus</i> aff. <i>brasiliensis</i>	X	
<i>Geophagus proximus</i>		X
<i>Glanidium cesarpintoi</i>	X	
<i>Glanidium ribeiroi</i>	X	
<i>Gymnotus inaequilabiatus</i>	X	
<i>Gymnotus pantherinus</i>		X
<i>Gymnotus sylvius</i>	X	
<i>Hasemania hanseni</i>	X	
<i>Hemigrammus marginatus</i>	X	
<i>Hemisorubim platyrhynchus</i>	X	

<i>Hisonotus insperatus</i>	X	
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus*</i>		X
<i>Hoplias aff. malabaricus</i>	X	
<i>Hoplias intermedius</i>	X	
<i>Hoplosternum littorale</i>	X	
<i>Hyphessobrycon bifasciatus</i>	X	
<i>Hyphessobrycon eques</i>		X
<i>Hyphessobrycon sp.</i>	X	
<i>Hypophthalmichthys nobilis</i>		X
<i>Hypophthalmus edentatus*</i>		X
<i>Hypostomus albopunctatus</i>	X	
<i>Hypostomus ancistroides</i>	X	
<i>Hypostomus auroguttatus</i>	X	
<i>Hypostomus cf. strigaticeps</i>	X	
<i>Hypostomus commersoni</i>	X	
<i>Hypostomus denticulatus</i>	X	
<i>Hypostomus derbyi</i>	X	
<i>Hypostomus heraldoi</i>	X	
<i>Hypostomus hermanni</i>	X	
<i>Hypostomus margaritifer</i>	X	
<i>Hypostomus myersi</i>	X	
<i>Hypostomus nigromaculatus</i>	X	
<i>Hypostomus regani</i>	X	
<i>Hypostomus sp.</i>	X	
<i>Hypostomus sp. 1</i>	X	
<i>Hypostomus sp. 2</i>	X	
<i>Hypostomus sp. 3</i>	X	
<i>Hypostomus sp. 4</i>	X	
<i>Hypostomus sp. 5</i>	X	
<i>Hypostomus sp. 6</i>	X	
<i>Hypostomus sp. A</i>	X	
<i>Hypostomus sp. B</i>	X	
<i>Hypostomus spp.</i>	X	
<i>Hypostomus variipictus</i>	X	
<i>Ictalurus punctatus</i>		X
<i>Iheringichthys labrosus</i>	X	
<i>Imparfinis schubarti</i>	X	
<i>Laetacara araguaiae</i>		X
<i>Leporellus pictus</i>	X	
<i>Leporellus vittatus</i>	X	
<i>Leporinus amblyrhynchus</i>	X	
<i>Leporinus elongatus</i>	X	
<i>Leporinus friderici</i>	X	
<i>Leporinus lacustris</i>	X	
<i>Leporinus macrocephalus</i>		X
<i>Leporinus obtusidens</i>	X	
<i>Leporinus octofasciatus</i>	X	

<i>Leporinus</i> sp.	X		
<i>Leporinus</i> sp. 1	X		
<i>Leporinus</i> sp. 2	X		
<i>Leporinus striatus</i>	X		
<i>Leptoplosternum pectorale</i>		X	
<i>Loricaria lentiginosa</i>	X		
<i>Loricaria prolixa</i>	X		
<i>Loricaria</i> sp.	X		
<i>Loricaria</i> sp. 2	X		
<i>Loricariichthys platymetopon</i> *			X
<i>Loricariichthys rostratum</i> *			X
<i>Megalancistrus parananus</i>	X		
<i>Megalonema platanum</i>	X		
<i>Metynnix lippincottianus</i> *			X
<i>Micropterus salmoides</i>		X	
<i>Mimagoniates microlepis</i>	X		
<i>Moenkhausia</i> aff. <i>intermedia</i>	X		
<i>Myloplus tiete</i>	X		
<i>Odontesthes bonariensis</i>		X	
<i>Odontostilbe</i> sp.	X		
<i>Oligosarcus longirostris</i>	X		
<i>Oligosarcus paranensis</i>	X		
<i>Oligosarcus pintoii</i>	X		
<i>Oligosarcus planaltinae</i>	X		
<i>Oligosarcus</i> sp.	X		
<i>Oreochromis niloticus</i>		X	
<i>Parauchenipterus galeatus</i> *			X
<i>Parodon nasus</i>	X		
<i>Phalloceros harpagos</i>	X		
<i>Piabina argentea</i>	X		
<i>Piaractus mesopotamicus</i>	X		
<i>Pimelodella avanhandavae</i>	X		
<i>Pimelodella gracilis</i>	X		
<i>Pimelodella</i> sp.	X		
<i>Pimelodus argenteus</i>	X		
<i>Pimelodus britskii</i>	X		
<i>Pimelodus maculatus</i>	X		
<i>Pimelodus microstoma</i>	X		
<i>Pimelodus ornatus</i> *			X
<i>Pimelodus ortmanni</i>	X		
<i>Pimelodus paranaensis</i>	X		
<i>Pimelodus</i> sp.	X		
<i>Pinirampus pirinampu</i>	X		
<i>Plagioscion squamosissimus</i>		X	
<i>Planaltina myersi</i>	X		
<i>Platanichthys platana</i>		X	
<i>Poecilia reticulata</i>		X	

<i>Porotergus ellisi</i>	X	
<i>Potamotrygon motoro</i> *		X
<i>Prochilodus lineatus</i>	X	
<i>Prochilodus scrofa</i>	X	
<i>Pseudocorynopoma heterandria</i>	X	
<i>Pseudopimelodus mangurus</i>	X	
<i>Pseudopimelodus pulcher</i>	X	
<i>Pseudopimelodus zungaro</i>	X	
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>	X	
<i>Pterygoplichthys ambrosettii</i> *		X
<i>Pterodoras granulosus</i> *		X
<i>Pygocentrus nattereri</i> *		X
<i>Raphiodon vulpinus</i>	X	
<i>Rhamdia branneri</i>	X	
<i>Rhamdia quelen</i>	X	
<i>Rhamdia voulezi</i>	X	
<i>Rhamdia sp.</i>	X	
<i>Rhamphichthys hahni</i> *		X
<i>Rhinelepis aspera</i>	X	
<i>Rhinelepis strigosa</i>	X	
<i>Rhinodoras dorbignyi</i>	X	
<i>Rineloricaria langei</i>	X	
<i>Rineloricaria pentamaculata</i>	X	
<i>Rineloricaria sp.</i>	X	
<i>Roeboides descavadensis</i> *		X
<i>Salminus brasiliensis</i>	X	
<i>Salminus hilarii</i>	X	
<i>Satanoperca pappaterra</i> *		X
<i>Schizodon altoparanae</i>	X	
<i>Schizodon borellii</i> *		X
<i>Schizodon intermedius</i>	X	
<i>Schizodon nasutus</i>	X	
<i>Serrapinnus heterodon</i>	X	
<i>Serrapinnus notomelas</i>	X	
<i>Serrasalmus maculatus</i>	X	
<i>Serrasalmus marginatus</i> *		X
<i>Sorubim lima</i>	X	
<i>Steindachneria insculpta</i>	X	
<i>Steindachneridion melanodermatum</i>	X	
<i>Steindachneridion scriptum</i>	X	
<i>Steindachnerina brevipinna</i> *		X
<i>Steindachnerina corumbae</i>	X	
<i>Sternopygus macrurus</i>	X	
<i>Synbranchus marmoratus</i>	X	
<i>Tatia jaracatia</i>	X	
<i>Tatia neivai</i>	X	
<i>Tilapia rendalli</i>		X

<i>Trachydoras paraguayensis</i> *		X
<i>Triportheus nematurus</i> *		X
<i>Zungaro jahu</i>	X	
