

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

ALEJANDRA FILIPPO GONZALEZ NEVES DOS SANTOS

Uso de juvenis de peixes carnívoros nativos no controle da ictiofauna invasora
na Bacia do Rio Paraná

Maringá
2008

ALEJANDRA FILIPPO GONZALEZ NEVES DOS SANTOS

Uso de juvenis de peixes carnívoros nativos no controle da ictiofauna invasora
na Bacia do Rio Paraná

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. Carmino Hayashi

Co-Orientador: Prof. Dr. Emili García-Berthou

Maringá
2008

FOLHA DE APROVAÇÃO

ALEJANDRA FILIPPO GONZALEZ NEVES DOS SANTOS

Uso de juvenis de peixes carnívoros nativos no controle da ictiofauna invasora
na Bacia do Rio Paraná

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. Carmino Hayashi
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof^a Dr^a Ana Cristina Petry
Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ)

Prof. Dr. Orlando Moreira Filho
Universidade Federal de São Carlos (UFSCAR)

Prof^a Dr^a Rosemara Fugi
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

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

Aprovada em: 28 de agosto 2008.

Local de defesa: Anfiteatro do Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

DEDICATÓRIA

*Dedico este trabalho ao meu marido,
Luciano Neves dos Santos
e ao meu mascote, Toti.*

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Carmino Hayashi, pelo voto de confiança por me aceitar como orientanda, por me apoiar em todos os editais de auxílio financeiro, e acima de tudo, por acreditar no meu profissionalismo;

Ao Prof. Emili García-Berthou, pela supervisão no exterior, sugestões, auxílio nas análises estatísticas, apoio, confiança, estímulo e amizade;

Especialmente ao Luciano, pelo auxílio da aplicação prática na realização dos experimentos, os quais somente foram possíveis, com seu otimismo, experiência e apoio, para que o mesmo fosse realizado da melhor maneira possível, além do amor, companheirismo e paciência ao longo destes anos;

Aos componentes da banca examinadora, Dra. Ana Cristina Petry, Dr. Orlando Moreira Filho, Dra. Rosemara Fugi e Dr. Luiz Carlos Gomes pela leitura crítica e sugestões da tese;

Ao amigo Dr. André Luiz Machado Pessanha pelas sugestões críticas sobre a tese;

Ao CNPq, pela concessão da bolsa de estudo no país (CT-HIDRO) e no exterior (SWE) e pelo suporte financeiro obtido pelo Edital Universal;

A CAPES, pela concessão da bolsa de estudo nos primeiros seis meses do doutorado;

Ao Prof. Angelo A. Agostinho, Prof^a. Andréa Bialezki e Prof. Horácio F. Julio Jr, por auxiliarem no apoio de infra-estrutura para realização dos experimentos em Porto Rico;

Ao Tião e Valdice, pelo carinho e atenção durante os 2 meses em Porto Rico;

Ao Carlos Eduardo “Barth”, por me ajudar na confecção dos aquários do experimento II no T10 (parte do projeto original do doutorado, que não foi apresentado na tese) e por fiscalizar os tanques, os quais mantive meus “predadores” sendo tratados em cativeiro por 9 meses;

A Prof^a Evanilde Benedito, por ter sido extremamente atenciosa abrindo as portas de seu laboratório, me apoiando e auxiliando sobre os dados de calorimetria do experimento II;

A Sara, do laboratório de Ecologia Energética, pela ajuda nas análises de calorimetria;

A secretária do PEA, Aldenir Cruz Oliveira, que sempre esteve disposta a ajudar no que fosse preciso;

Aos bibliotecários Salete Arita, João e Márcia, pela disposição em auxiliar;

Aos amigos do Laboratório de Aqüicultura – UEM: Eliana Galdioli, Carlos Henrique Lacerda, Rosângela Inada, Christiano Schamber, Nandeyara Marques, Claudemir Soares, Priscila Gongôra, Jorge Takasusuki e Sandra Souza, pelo carinho;

Aos casais Fábio Yamada e Pri; Fernando Pelicice e Josi; e Sidinei Magela e Rosemara Fugi, pela grande amizade;

A “mulherada” do time de futebol “Aquáticas” em especial, Elisa Murakami, Fernanda Casseiro, Michele Faveli, Danieli Sayuri, Sandra e Sara, pelos momentos de diversão e muita canela roxa;

Aos amigos da Univesitat de Girona - UdG: Jordi Compte, Cristina Conchillo, Carles Alcaraz, Josep Benito, Rocío Lopez, Albert Ruhì, Stèphanie Gascón, Jordi Sala, Dani Boix, Pablo Tedesco, Silvie Tomanova, Quim Carol e Lluís Benejam, que foram maravilhosos durante toda a estância na Catalunha;

A todos os amigos de sempre, de agora, constantes e inconstantes;

Aos meus pais, por terem me proporcionado o que sou;

A Deus, por tudo que surgiu e vem surgindo em meu caminho.

EPÍGRAFE

*“Quem vence a resistência se enobrece,
Quem faz o que não pode impera e manda,
Quem faz mais do que pode, esse merece”.*

Gregório de Matos

Uso de juvenis de peixes carnívoros nativos no controle da ictiofauna invasora na Bacia do Rio Paraná

RESUMO

Foram analisados experimentalmente em microcosmos, o potencial de três espécies de juvenis de peixes carnívoros nativos (*Salminus brasiliensis*, *Brycon orbignyanus* e *Pseudoplatystoma corruscans*) no controle de algumas espécies de peixes invasoras na Bacia do Rio Paraná e o papel da complexidade de habitats nessa interação predador-presa. A partir de um protocolo experimental similar, foram elaborados três artigos, nos quais os padrões de consumo de presas de cada uma dessas espécies de peixes predadores foram analisados em experimentos separados. Três espécies invasoras (*Cichla piquiti*, *Oreochromis niloticus* e *Ictalurus punctatus*) e duas nativas (*Astyanax altiparanae* e *Prochilodus lineatus*) foram oferecidas como presas para estes predadores em aquários de 300 l, com três níveis de complexidade de habitats. *Salminus brasiliensis* e *B. orbignyanus* apresentaram maiores eficiências predatórias em habitats mais e menos complexos, respectivamente, enquanto a complexidade de habitats não influenciou o consumo de presas por *P. corruscans*. *Cichla piquiti* e *O. niloticus* foram as espécies invasoras mais consumidas por *S. brasiliensis* e *P. corruscans*, enquanto *I. punctatus* foi a mais consumida por *B. orbignyanus*. As três espécies de predadores nativos são potenciais controladoras de algumas espécies invasoras na Bacia do Rio Paraná, porém os padrões de consumo diferiram para cada predador, em função de sua história de vida e das características comportamentais e morfológicas das espécies-presas. Neste sentido, se ações de manejo voltadas à recuperação das populações desses predadores nativos fossem colocadas em prática, estas constituiriam uma oportunidade interessante para testar o quanto os resultados obtidos no presente trabalho seriam validados em larga escala.

Palavras-chave: Microcosmos. Interação predador-presa. Complexidade de habitat. Comportamento.

Use of native carnivorous fishes in the control of invasive fishes in the Paraná River Basin

ABSTRACT

We experimentally evaluated in microcosms, the potential of three native carnivorous fish species (*Salminus brasiliensis*, *Brycon orbignyanus* and *Pseudoplatystoma corruscans*) to control some invasive fish species in the Paraná River basin and the role of habitat complexity in these predator-prey interactions. From a similar experimental protocol, three papers were elaborated. In every one of them prey consumption patterns showed by each predator species were assessed through individual trials. Three invasive (*Cichla piquiti*, *Oreochromis niloticus* and *Ictalurus punctatus*) and two native (*Astyanax altiparanae* and *Prochilodus lineatus*) fish species were offered as prey for these three predators in 300 L aquaria trials at three levels of habitat complexity. *Salminus brasiliensis* e *B. orbignyanus* showed greatest predatory efficiency at more and less complex habitats, respectively, whereas the habitat complexity did not affect prey consumption by *P. corruscans*. *Cichla piquiti* and *O. niloticus* were the invasive species most consumed by *S. brasiliensis* and *P. corruscans*, whilst *I. punctatus* by *B. orbignyanus*. The three species of native predators were potential controllers of some invasive fish species in the Paraná River Basin but, the consumption patterns differed for each predator according to their life history and the behavioural and morphological traits of the prey species. If, therefore, management actions for recovering these native predators populations will put in practice, they would be an interesting opportunity to test whether the results obtained from this work can be generalized to large scales.

Keywords: Microcosms. Predator-prey interactions. Habitat complexity. Behaviour.

Tese estruturada em três capítulos:

Capítulo I: elaborado e formatado conforme as normas da publicação científica *Biological Invasions*. Disponível em:

<<http://www.springer.com>>; Capítulo II:

elaborado e formatado conforme as normas da publicação científica *Ecology of Freshwater Fish*. Disponível em:

<<http://www.blackwellpublishing.com>>;

Capítulo III: elaborado e formatado conforme as normas da publicação científica *Animal Behaviour*. Disponível em:

<<http://www.elsevier.com>>

SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO	13
REFERÊNCIAS	15

Capítulo I - Quando a complexidade de habitat aumenta o risco de predação: experimentos com peixes invasores e nativos Neotropicais

RESUMO	19
ABSTRACT	20
INTRODUÇÃO	21
MATERIAL E MÉTODOS	23
Experimento	23
Análise de dados	24
RESULTADOS	26
Sobrevivência das presas	26
Comportamento do predador e das presas	29
Tamanho das presas	35
DISCUSSÃO	37
Complexidade de habitat e eficiência do predador	37
Predação seletiva por <i>S. brasiliensis</i> : o papel do comportamento e da morfologia das presas	38
Implicações para a conservação	41
REFERÊNCIAS	43

Capítulo II - Predadores nativos são eficientes no controle de peixes invasores? Experimentos em microcosmos com o caracídeo *Brycon orbignyana*

RESUMO	48
ABSTRACT	49
INTRODUÇÃO	50
MATERIAL E MÉTODOS	52
Experimento	52
Análise de dados	54
RESULTADOS	55

Sobrevivência das presas	55
Comportamento do predador e das presas	57
Tamanho das presas	62
DISCUSSÃO	64
Potencial de <i>B. orbignyana</i> no controle de espécies de peixes invasores	64
Vulnerabilidade diferenciada das espécies-presa à predação	66
Implicações de manejo	68
REFERÊNCIAS	70

Capítulo III – O predador nativo *Pseudoplatystoma corruscans* como controlador biológico de peixes invasores em ecossistemas Neotropicais

RESUMO	75
ABSTRACT	76
INTRODUÇÃO	77
MATERIAL E MÉTODOS	79
Aclimação dos peixes	79
Desenho experimental	80
Análise de dados	81
RESULTADOS	82
Sobrevivência das presas e sua seletividade por tamanho	82
Características comportamentais	86
DISCUSSÃO	92
REFERÊNCIAS	96

APRESENTAÇÃO

A introdução de espécies ícticas tem ocorrido freqüentemente nos dias atuais, sendo registradas mais de 237 espécies não-nativas em todo o mundo (Agostinho; Julio Jr, 1996). Tais práticas têm sido efetuadas casualmente ou para fins específicos que, em geral, visam o aumento da produção de alimento e à geração de benefícios econômicos e/ou recreativos (Williamson; Fitter, 1996; Elvira; Almodóvar, 2001). Segundo Welcomme (1988), a região Neotropical, que possui a maior diversidade ictiofaunística do planeta, recebeu a maior quantidade de espécies não-nativas (25,3% do total mundial), com destaque para o Brasil, onde foi registrada a maior ocorrência desses eventos.

Tais introduções têm causado mudanças na composição e na estrutura da ictiofauna nativa, podendo afetar negativamente o ecossistema como um todo (Moyle; Light, 1996; Latini; Petre Jr, 2004). De acordo com Nelson (1995), dependendo da espécie introduzida, o impacto pode resultar em severas reduções dos estoques nativos ou mesmo em extinções locais e/ou regionais, e ainda em pressões sobre as interações ecológicas, como predação, competição, nanismo, disseminações de patógenos e hibridações.

Nesse sentido, torna-se indispensável a implementação de medidas de prevenção e controle da introdução de espécies não-nativas, uma vez que se desconhece o custo ecológico que tais espécies podem acarretar. A pesca seletiva, a pesca elétrica, o esvaziamento do ambiente, as explosões controladas e os ictiocidas são alguns dos recursos comumente utilizados, sobretudo em outros países, no controle de espécies invasoras (Agostinho; Gomes, 1997). Todavia, o baixo percentual de sucesso dessas iniciativas ilustra bem as dificuldades de se obterem resultados satisfatórios, especialmente quando as informações sobre a bioecologia das espécies, a eficiência dos métodos de controle, a relação custo-benefício e os efeitos colaterais de cada método não são bem conhecidos (Agostinho; Gomes, 1997).

Vários autores têm estudado aspectos da biologia e da ecologia de juvenis de algumas espécies de peixes que ocorrem na Bacia do Rio Paraná (Penczac *et al.*, 1996; Domingues; Hayashi, 1998; Bialecki *et al.*, 2002; Baumgartner *et al.*, 2003; Casatti *et al.*, 2003), mas, ainda que alguns trabalhos tenham abordado a alimentação de algumas espécies, tanto em ambiente natural quanto em sistemas de cultivo (Borghetti; Canzi, 1993; Kubitzka; Lovshin, 1999; Rossi, 2001; García-Carreño *et al.*, 2002; Lundstedt *et al.*, 2004), não existem referências de estudos sobre o potencial de uso de juvenis de espécies nativas de hábitos carnívoros no controle de espécies invasoras da Bacia do Rio Paraná.

A Bacia do Rio Paraná – por sua ampla extensão (2 800 000 km²) e acentuada importância ecológica (alta diversidade ictiofaunística) e econômica (geração de energia e produção pesqueira) merece atenção particular a respeito do controle efetivo das espécies não-nativas, já que essas, junto com o barramento de rios, são apontadas como os principais fatores para redução da diversidade e abundância dos estoques pesqueiros (Agostinho *et al.*, 2006).

Nesse contexto, a presente tese foi articulada com experimentos em microcosmos, na formulação da hipótese de que juvenis de peixes carnívoros nativos desempenham potencial de controle da ictiofauna invasora da Bacia do Rio Paraná. A abordagem experimental adotada analisou a sobrevivência de espécies-presa invasoras e nativas em diferentes níveis de complexidade estrutural de habitats, na presença e ausência de predador nativo.

Foram escolhidas três espécies de juvenis predadores que apresentam características relevantes para a realização dos experimentos: *Salminus brasiliensis* (Cuvier, 1816), *Brycon orbignyanus* (Valenciennes, 1850) e *Pseudoplatystoma corruscans* (Spix e Agassiz, 1829). Tais espécies de predadores foram selecionadas pelos seguintes motivos: i) serem espécies nativas e anteriormente abundantes na Bacia do Rio Paraná; ii) quando juvenis ocupam lagoas marginais, regiões onde se encontram os propágulos de espécies introduzidas (Agostinho *et al.* 2006); iii) apresentarem, historicamente, elevada importância nas atividades pesqueiras

locais e regionais; iv) serem espécies reofílicas, cujos estoques estão atualmente deplecionados e ameaçados pelo barramento de rios, destruição de habitats e sobrepesca; v) possuírem hábito predominantemente piscívoro, em todo ou em pelo menos uma fase do desenvolvimento ontogenético (ex. intensa piscivoria de *B. orbignyanus* durante fase juvenil (Howes 1982)) e; vi) serem encontradas em estações de piscicultura.

A tese foi composta por três capítulos, e, em cada um deles a hipótese anteriormente mencionada, foi testada para cada predador em separado, sendo que a investigação reportada no Capítulo I será submetida ao periódico *Biological Invasions* (Springer Netherlands), no Capítulo II ao periódico *Ecology of Freshwater Fish* (Blackwell Publishing) e no Capítulo III ao periódico *Animal Behaviour* (Elsevier).

Considerando que esta tese representa uma iniciativa pioneira e promissora no controle das espécies invasoras, espera-se que as evidências reportadas nos resultados obtidos, além de complementarem os conhecimentos sinecológicos da ictiofauna da Bacia do Rio Paraná, propiciem a elaboração e implementação de programas de manejo no controle das espécies invasoras nesse ecossistema.

REFERÊNCIAS

- Agostinho, A.A.; Gomes, L.C. **Bases ecológicas para o manejo**. Maringá: EDUEM, 1997.
- Agostinho, A.A.; Júlio Júnior, H.F. Ameaça Ecológica: Peixes de outras águas. **Revista Ciência Hoje**, v. 124, p. 36-44, 1996.
- Agostinho, A.A., Pelicice, F.M., Júlio Junior, H.F. Biodiversidade e introdução de espécies de peixes: unidades de conservação. In: João, B.C., Márcia, G.P.T., Carolina, R.C.M. (Eds.), **Unidades de conservação: ações para valorização da biodiversidade**. Instituto Ambiental do Paraná, Curitiba – PR, 2006. p. 95–119.
- Baumgartner, M.S.T.I.; Nakatani, K.I.; Baumgartner, G.; Makrakis, M.C. Spatial and temporal distribution of "curvina" larvae (*Plagioscion squamosissimus* Heckel, 1840) and

- its relationship to some environmental variables in the upper Paraná river floodplain, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 63, n. 3, p. 113-119, 2003.
- Bialetzki, A.; Nakatani, K.; Sanches, P.V.; Baumgartner, G. Spatial and temporal distribution of larvae and juveniles of *Hoplias* aff. *malabaricus* (Characiformes, Erythrinidae) in the upper Paraná river floodplain, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 62, n. 2, p. 133-139, 2002.
- Borghetti, J.R.; Canzi, C. The effect of water temperature and feeding rate on the growth rate of pacu (*Piaractus mesopotamicus*) raised in cages. **Aquaculture**, v. 114, p. 93-101, 1993.
- Casatti, L.; Mendes, H.F.; Ferreira, K.M. Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana reservoir, Paranapanema river, Southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 63, n. 2, p. 122-135, 2003.
- Domingues, W. M.; Hayashi, C. Estudo experimental sobre anéis diários em escamas nas fases iniciais do desenvolvimento do curimba, *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836) (Characiformes, Prochilodontidae). **Brazilian Journal of Biology**, v. 58, n. 4, 1998.
- Elvira, B.; Almodóvar, A. Freshwater fish introductions in Spain: facts and figures at the benning of the 21st century. **Journal of Fish Biology**, v. 59 (supplement A), p. 323-331, 2001.
- García-Carreño, F.L.; Albuquerque-cavalcanti, C.; del toro, M.A.N.; Zaniboni-Filho, E. Digestive proteinases of *Brycon orbignyianus* (Characidae, Teleostei): characteristics and effects of protein quality. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 132, p. 343-352, 2002.
- Howes, G. Review of the generous *Brycon* (Teleostei: Characoidei). **Bulletin of the British Museum Natural History**, v. 43, p.1-47. 1982.

- Kubitza, F.; Lovshin, L.L Formulated diets, feeding strategies, and cannibalism control during intensive culture of juvenile carnivorous. **Reviews in Fisheries Science**, v. 7, n. 1, p. 1-22. 1999.
- Latini, A.O.; Petrere Júnior, M. Reduction of a native fish fauna by alien species: an example from Brazilian freshwater tropical lakes. **Fisheries Management and Ecology**, v. 11, p. 71-79, 2004.
- Lundstedt, L.M.; Melo, J.F.B.; Moraes, G. Digestive enzymes and metabolic profile of *Pseudoplatystoma corruscans* (Teleostei: Siluriformes) in response to diet composition. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 137, p. 331-339, 2004.
- Moyle, P.B.; Light, T. Biological invasions of freshwater: empirical rules and assembly theory. **Biological Conservation**, v. 78, p. 149-161, 1996.
- Nelson, J.S. **Fishes of the world**. New York: Ed. John Wiley e Sons, 1995.
- Penczac, T.; Agostinho, A.A.; Latini, J.D. 'Three seine nets' sampling applied to the littoral zone of two Brazilian tropical rivers with reduced velocity (Brazil). **Fisheries Research**, v. 31, p. 93-106, 1997.
- Rossi, L.M. Ontogenetic diet shifts in a Neotropical catfish, *Sorubim lima* (Schneider) from the river Paraná system. **Fisheries Management and Ecology**, v. 8, p. 141-152, 2001.
- Welcomme, R. L. International introductions of inland aquatic species. **Fish. Tech. Paper**, v. 294, p. 1-318, 1988.
- Williamson, M.H.; Fitter, A. The characters of successful invaders. **Biological Conservation**, v. 78, p. 163-170, 1996.

Capítulo I



Quando a complexidade de habitat aumenta o risco de predação: experimentos com peixes invasores e nativos Neotropicais

Resumo

Foram analisados, experimentalmente, o potencial de um peixe piscívoro nativo como controlador biológico de espécies de peixes invasoras na Bacia do Rio Paraná e o papel da complexidade de habitat nessa interação predador-presa. Três espécies de peixe invasoras (*Cichla piquiti*, *Oreochromis niloticus* e *Ictalurus punctatus*) e duas nativas (*Astyanax altiparanae* e *Prochilodus lineatus*) foram oferecidas como presas para juvenis de *Salminus brasiliensis* de ~ 100 mm de CT em aquários de 300 L, com três níveis de complexidade de habitat (0%, 50% e 100%). Ao contrário de estudos prévios realizados com espécies de ambientes temperados, esse piscívoro Neotropical apresentou maior habilidade em capturar presas em habitats estruturalmente complexos, de acordo com sua história de vida e sua performance natatória. A sobrevivência das presas variou ao longo do tempo e entre as espécies (*P. lineatus* < *C. piquiti* < *O. niloticus* < *A. altiparanae* < *I. punctatus*) e a presença do predador foi a medida de variação mais importante no experimento (mais que espécies-presa ou complexidade de habitat). *Salminus brasiliensis* consumiu significativamente indivíduos menores e espécies-presa sem características morfológicas de defesa, que se refugiam nas estruturas e permanecem imóveis na superfície do aquário. Espera-se que o aumento da densidade de juvenis de *S. brasiliensis* (ex.: através da conservação ou recuperação de habitat) possa contribuir na redução da densidade de *C. piquiti* e *O. niloticus* nas lagoas marginais desse ecossistema, nas quais são abundantes.

Palavras-chave: *Salminus brasiliensis* · interação predador-presa · microcosmos · Bacia do Rio Paraná · Brasil.

When habitat complexity increases predation risk: experiments with invasive and Neotropical native fishes

Abstract

We experimentally evaluated the potential of a native piscivorous fish as a biological controller of some invasive fish species presently established in the Paraná River basin, Brazil and the role of habitat complexity in these predator-prey interactions. Three invasive (*Cichla piquiti*, *Oreochromis niloticus* and *Ictalurus punctatus*) and two native (*Astyanax altiparanae* and *Prochilodus lineatus*) fish species were offered as prey to ~100 mm TL *Salminus brasiliensis* in 300 L aquaria trials at three levels of habitat complexity (0%, 50% and 100%). Contrary to most previous studies, which have been performed with species of temperate latitudes, this Neotropical piscivore had a greater ability to capture prey in structurally complex habitats, in agreement with its life history and swimming performance. Prey survival was variable through time and among species (*P. lineatus* < *C. piquiti* < *O. niloticus* < *A. altiparanae* < *I. punctatus*) and predator presence was the most important source of variation in the experiment (rather than prey species or habitat complexity). *Salminus brasiliensis* significantly preyed on smaller individuals and on species without morphological defensive features and species sheltering within the cover, occupying the surface-edge of the aquaria, or remaining in a motionless attitude. We hypothesize that improving the density of juvenile *S. brasiliensis* (e.g. through habitat conservation or restoration) may contribute to a reduction on the density of the invasives *C. piquiti* and *O. niloticus* in marginal lagoons, in which they are abundant.

Key words: *Salminus brasiliensis* · predator-prey interactions · microcosms · Paraná River basin · Brazil

Introdução

Espécies invasoras são consideradas uma das principais ameaças à biodiversidade e um componente importante das mudanças ambientais globais (Chapin et al. 2000; Clavero e García-Berthou 2005). Em ambientes aquáticos continentais, os impactos decorrentes da introdução e o estabelecimento de espécies de peixes não-nativas, de maneira geral, são mais acentuados (Moyle e Light 1996; Saunders et al. 2002), particularmente devido a virtual impossibilidade de remoção das populações invasoras e pelos drásticos efeitos negativos que ocorrem quando a introdução envolve espécies predadoras. No entanto, poucos estudos vêm sendo elaborados em relação a medidas de controle ou erradicação destas espécies (Wittenberg e Cock 2001; Simberloff 2003).

Por outro lado, as características e os mecanismos que intervêm no estabelecimento de espécies invasoras e seu impacto sobre espécies nativas têm sido explorados crescentemente (Rejmánek 2000; Kolar e Lodge 2001; Alcaraz e García-Berthou 2007; García-Berthou 2007). Embora numerosos estudos ecológicos tenham investigado os efeitos de peixes piscívoros sobre peixes-presa em diferentes níveis de complexidade estrutural de habitats (Mundahl et al. 1998; Juanes et al. 2002; Abdel-Tawwab 2005), interações tróficas entre peixes nativos e invasores têm sido pouco abordadas (García-Berthou 2007). Apesar de sua importância aplicada, não existem estudos sobre o controle de espécies invasoras por peixes piscívoros nativos, nem sobre essa interação em ambientes com diferentes níveis de complexidade estrutural de habitat, que é importante para o entendimento dos efeitos interativos causados pelas espécies invasoras e a degradação de habitat (MacDougall e Turkington 2005).

Na Bacia do Rio Paraná, região de elevada importância tanto econômica, pela geração de energia elétrica e produção pesqueira, quanto ecológica, pela diversidade ictiofaunística e de ecossistemas, diversas espécies de peixes não-nativas foram introduzidas, em decorrência de

programas de estocagem conduzidos por companhias hidrelétricas, por escape de sistemas de cultivo ou pela introdução deliberada por pescadores esportivos (Agostinho et al. 2006).

A introdução de espécies não-nativas, juntamente com a alteração de habitats, são apontadas como os principais fatores da diminuição da diversidade e da abundância dos estoques pesqueiros desse ecossistema (Agostinho 2003b). Por exemplo, muitas espécies de peixes migradores, que são importantes para a pesca devido ao seu tamanho (em geral, grande porte) e abundância na Bacia do Rio Paraná (ex.: *Salminus brasiliensis*, *Brycon orbignyianus* e *Pseudoplatystoma corruscans*), hoje em dia apresentam suas densidades drasticamente reduzidas devido aos impactos sinérgicos do barramento de rios, sobrepesca e estabelecimento de espécies não-nativas (Agostinho et al. 2003b).

Neste contexto, o presente trabalho visou analisar, experimentalmente em microcosmos o potencial de juvenis de *S. brasiliensis* no controle de algumas espécies de peixes invasoras atualmente estabelecidas na Bacia do Rio Paraná. *Salminus brasiliensis* conhecido popularmente como dourado, é o maior caracídeo endêmico da Bacia dos Rios Paraná-Paraguai e Uruguai. Embora seja considerada uma das espécies mais atrativas em todas as modalidades de pesca existentes no Rio Paraná, sendo considerado peixe nobre para comercialização após atingir um comprimento total superior a 40 cm, esta espécie tem sido bastante afetada por atividades humanas e pela introdução de espécies (Agostinho et al. 2003b).

Desta forma, o presente trabalho teve como objetivos: i) testar se a predação de *S. brasiliensis* afeta a sobrevivência e o comportamento de peixes invasores e nativos na Bacia do Rio Paraná; e ii) analisar como a complexidade de habitats intervém nessa interação predador-presa.

Material e Métodos

Experimento

Duas espécies nativas (*Astyanax altiparanae* e *Prochilodus lineatus*) e três invasoras (*Cichla piquiti*, *Oreochromis niloticus* e *Ictalurus punctatus*) foram oferecidas como presas a um piscívoro nativo (*S. brasiliensis*). As espécies-presa nativas foram selecionadas devido à sua abundância e distribuição na Bacia do Rio Paraná (Agostinho et al. 1997), enquanto as invasoras foram selecionadas devido ao seu estabelecimento (populações que se auto-sustentam quanto a reprodução e recrutamento) em muitos ecossistemas dessa bacia, bem como seus prováveis impactos sobre as espécies nativas (Agostinho et al. 2006).

Todos os peixes foram adquiridos em pisciculturas, para realização do experimento, em janeiro de 2006. Os experimentos foram realizados em microcosmos (aquários de vidro de 300 L, 100 cm x 50 cm x 60 cm), com diferentes níveis de complexidade de habitat. Foram usados filamentos plásticos similares a macrófitas submersas para a confecção de três tipos de estruturação de habitats: 0% = sem vegetação; 50% = vegetação intermediária; e 100% = vegetação elevada. Foram utilizados 250 fitilhos/m², de acordo com a metodologia proposta por Savino e Stein (1982), a fim de simular os níveis de estruturação de habitats típicos de lagoas marginais encontradas na Bacia do Rio Paraná (Thomaz e Bini 2003).

Os indivíduos foram aclimatados por um período de 15 dias antes da realização dos experimentos e, como medida preventiva de possíveis infecções, foram submetidos ao tratamento com fungicida e bactericida. Todos os peixes foram anestesiados com eugenol (5 ml / 20 L de água), pesados (PT) e medidos (CT) 48 h antes da realização do experimento. Com a finalidade de criar condições similares a um ambiente natural, que apresenta espécies introduzidas já estabelecidas e aclimatadas, os aquários para o experimento foram estocados inicialmente, pelas presas e, após sua aclimatação, pelo predador.

Em cada aquário foi mantido um *S. brasiliensis* com comprimento total (CT) média \pm erro padrão de $101,3 \pm 2,33$ mm e peso total (PT) de $10,8 \pm 0,75$ g, com seis indivíduos de cada espécie de presa de $32,1 \pm 0,02$ mm CT e de $0,4 \pm 0,05$ g PT (30 presas/aquário). Experimentos controle (mesma densidade de presas, sem o predador) também foram conduzidos simultaneamente, para avaliar a sobrevivência e o comportamento das presas na ausência de predação. Para cada tratamento (0%, 50% e 100% de complexidade de habitat, com e sem predador) foram realizadas três réplicas, as quais foram rodadas concomitantemente durante quatro dias consecutivos, num regime de 12h com luz e 12h sem luz. Foi quantificado o número de presas sobreviventes e registrado o comportamento do predador e das presas em intervalos de quatro horas (9h, 13h, 17h e 21h). O comportamento dos peixes foi avaliado diretamente por inspeção visual de ± 5 minutos/aquário.

Foram medidas três características comportamentais de *S. brasiliensis*: i) uso do micro-habitat (superfície; coluna d'água; fundo); ii) uso de refúgio (abrigado, ocupando área estruturada; parcialmente abrigado, usando área com e sem estrutura; e não abrigado, ocupando área desestruturada); e iii) atividade (inativo; nadando; perseguindo; atacando). Para cada espécie-presa, quatro características comportamentais foram medidas (como as do predador, exceto quando especificado): uso de micro-habitat; uso de refúgio; formação de cardume (agregado; disperso); e atividade (inativo; nadando; em fuga). Ao final do quarto dia, todos os aquários foram esvaziados e os peixes remanescentes foram pesados e medidos.

Análise de dados

Para a sobrevivência das presas foi feito uma análise trifatorial (ausência *versus* presença de predador; 0%, 50% e 100% de complexidade de habitat; diferentes espécies-presa) com a anova de medidas repetidas (ANOVA-mr). Foram analisados os fatores intra-sujeitos (correções de Huynh-Feldt), considerando o tempo como fator e sua interação com os

tratamentos, e os fatores inter-sujeitos que foram as análises feitas dentro de cada tratamento. Os valores de sobrevivência (proporção) das presas foram transformados em arco-seno \sqrt{x} , uma vez que os pressupostos de normalidade e homocedasticidade não foram alcançados.

Cada comportamento do predador (uso de micro-habitat; uso de refúgio; e atividade) foi analisado com a complexidade de habitat, sendo aplicado uma análise unifatorial da anova de medidas repetidas (ANOVA-mr), sendo analisados os fatores intra-sujeitos e inter-sujeitos. Para para cada comportamento de cada espécie-presa (micro-habitat, uso de refúgio, formação de cardume e atividade), foi aplicado uma análise bifatorial (ausência *versus* presença de predador; 0%, 50% e 100% de complexidade de habitat) da anova de medidas repetidas (ANOVA-mr), sendo analisados os fatores inter-sujeitos.

Tanto para a sobrevivência das presas, quanto para as características comportamentais do predador e das presas foram feitas as correções de Huynh-Feldt, quando o pressuposto de esfericidade não foi alcançado. A importância dos fatores (tamanho do efeito) foi quantificada por meio do eta-quadrado parcial (η^2). Similarmente ao r^2 , o η^2 parcial indica a proporção da variação explicada por um certo efeito (soma dos quadrados (SS) do efeito / SS do efeito + SS do erro) (Tabachnick e Fidel 2001). Os valores de η^2 parcial, em conjunto com as tendências das médias em gráficos foram, portanto, utilizados na interpretação de quais fatores foram mais importantes na explicação do modelo e de quais médias diferiram entre si.

A ANOVA convencional bifatorial foi aplicada para a comparação do tamanho das presas entre tratamentos (tamanho das presas no início *versus* tamanho das presas no final dos experimentos; 0%, 50% e 100% de complexidade de habitat). Para relacionar o tamanho das presas consumidas (média CT das presas sobreviventes de cada espécie-presa – média CT das presas estocadas inicialmente de cada espécie-presa), com a sobrevivência final das espécies-presa ($N = 5$ espécies), foi aplicado a correlação r de Pearson. Todos os testes estatísticos foram executados com o software SPSS 15.

Resultados

Sobrevivência das presas

A interação dos três fatores (predador \times espécies-presa \times complexidade de habitat) e de espécies-presa \times complexidade de habitat não foi significativa, indicando que o efeito da complexidade de habitat na sobrevivência das presas foi similar para as diferentes espécies-presa (Tabela 1). A presença do predador foi a principal fonte de explicação (medida de variação) na sobrevivência das presas, seguida pela interação predador \times espécies-presa e espécies-presa, de acordo com eta-quadrado parcial (η^2) (Tabela 1).

Tabela 1. Sobrevivência das presas na presença e na ausência de *S. brasiliensis* sob diferentes complexidades de habitat: fatores entre-sujeitos (correções de Huynh-Feldt) da ANOVA-mr.

Medidas de variação	d.f.	F	P	η^2 Parcial
Predador	1	137,6	<0,001	0,696
Espécies-presa	4	3,1	0,022	0,171
Complexidade de habitat	2	3,5	0,038	0,103
Predador \times Espécies-presa	4	4,4	0,003	0,228
Predador \times Complexidade de habitat	2	3,5	0,036	0,105
Espécies-presa \times Complexidade de habitat	8	0,9	0,522	0,107
Predador \times Espécies-presa \times Complexidade de habitat	8	1,5	0,170	0,168
Erro	60			

A interação predador \times complexidade de habitat foi significativa, sendo registrado menor sobrevivência das presas nos tratamentos com a presença de predadores em 50% e 100% de complexidade estrutural de habitats (Tabela 1; Fig. 1).

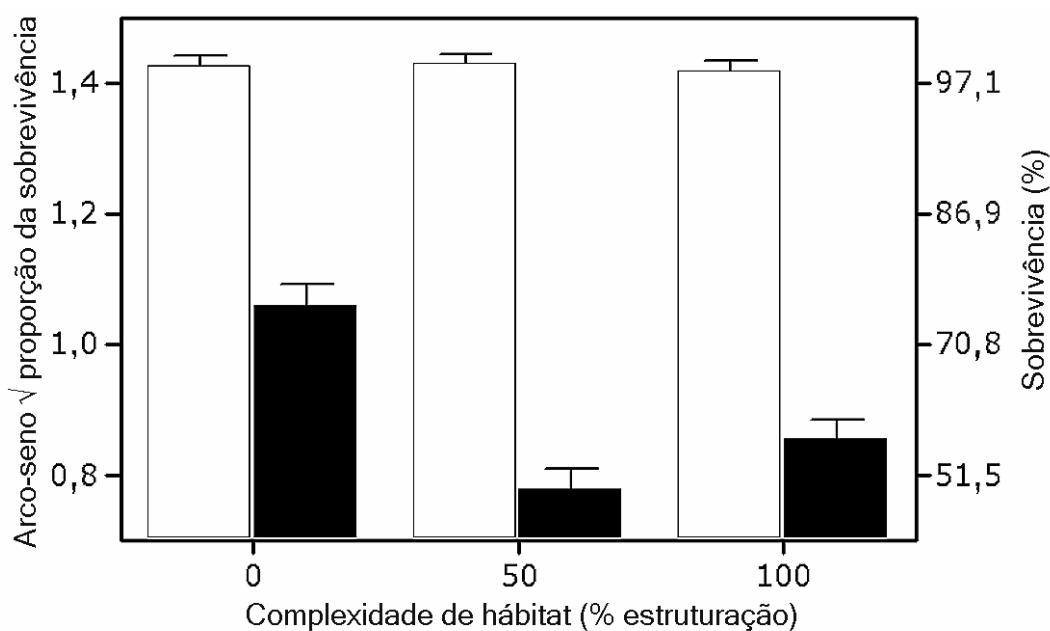


Fig. 1. Média da sobrevivência das presas na ausência (barras em branco) e na presença (barras em negro) de *S. brasiliensis* sob diferentes níveis de complexidade de habitat. Linhas verticais = erro padrão. Eixo da esquerda = dados transformados em arco-seno da sobrevivência de presas; eixo da direita = porcentagem de sobrevivência das presas (escala não linear).

A interação predador × espécie-presa foi significativa, exibindo que nos tratamentos com a presença do predador, a sobrevivência das presas variou significativamente entre espécies-presa sendo as espécies invasoras *O. niloticus* e *C. piquiti* e a nativa *P. lineatus* as presas mais consumidas (Tabela 1; Fig. 2).

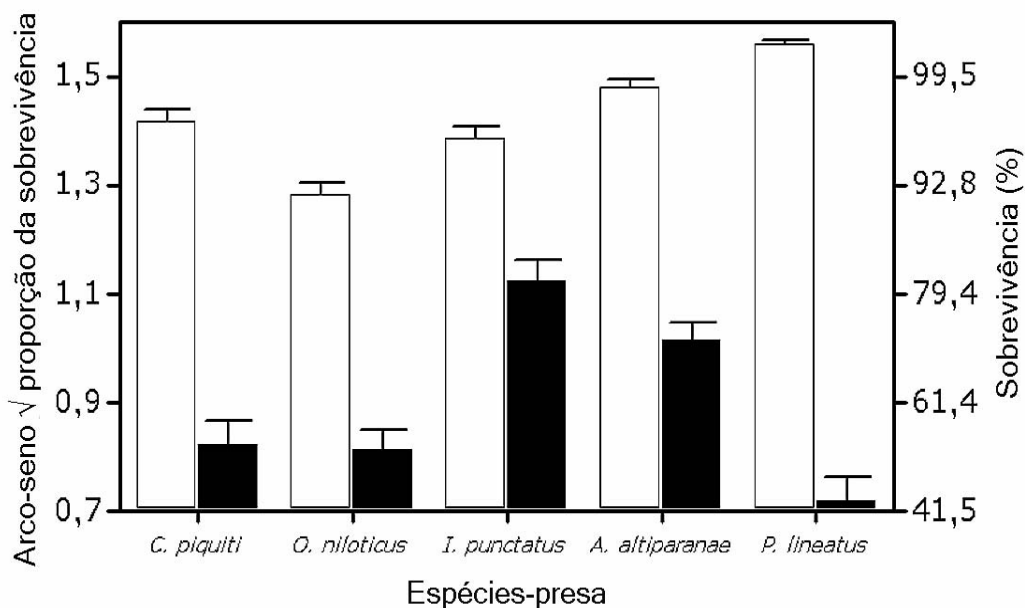


Fig. 2. Média da sobrevivência das espécies-presa na ausência (barras em branco) e na presença (barras em negro) de *S. brasiliensis*. Linhas verticais = erro padrão. Eixo da esquerda = dados transformados em arco-seno da sobrevivência de espécies-presa; eixo da direita = percentagem de sobrevivência das presas (escala não linear).

Também foi detectado, variações significativas na sobrevivência entre espécies-presa ao longo do tempo (ANOVA-mr: tempo \times espécies-presa, $F_{19, 283} = 2,54$; $P = 0,001$). No início do experimento, *S. brasiliensis* consumiu preferencialmente *O. niloticus*, *C. piquiti* e *P. lineatus*, no entanto, após 48 h de experimento, sua predação foi intensificada sobre *P. lineatus* e *A. altiparanae* (Tabela 1, Fig. 3). De modo geral, *A. altiparanae*, nas primeiras 72 h, e *I. punctatus*, durante todo o período experimental, foram as presas menos consumidas.

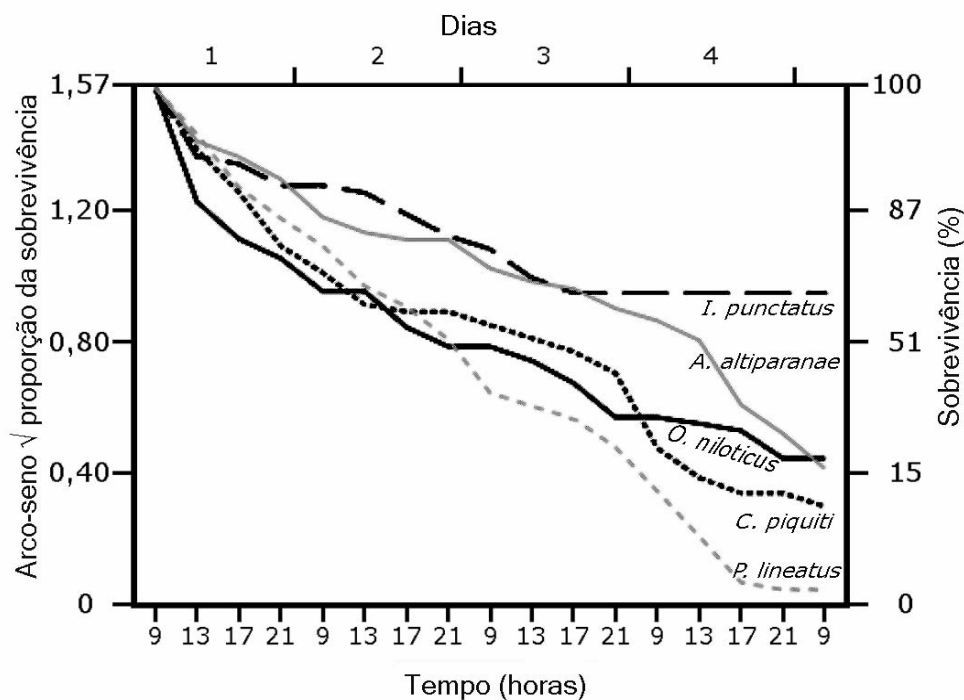


Fig. 3. Variação ao longo do tempo da sobrevivência das espécies-presa na presença de *S. brasiliensis*. Eixo da esquerda = dados transformados em arco-seno da sobrevivência das espécies-presa; eixo da direita = percentagem de sobrevivência das presas (escala não linear).

Comportamento do predador e das presas

Para o predador, a interação tempo \times complexidade de habitat não foi diferente significativamente para os comportamentos de uso de micro-habitat, uso de refúgio e atividade. Foram observadas diferenças significativas apenas na atividade de *S. brasiliensis* ao longo do tempo (ANOVA-mr: $F_{10, 60} = 31,6$; $P = 0,004$), sendo registrado um aumento de perseguições e ataques sobre as presas nas últimas 52 h do experimento.

O predador não variou o comportamento de uso de micro-habitat e atividade entre os diferentes níveis de complexidade de habitat (ANOVA-mr: $F_{2, 6} = 3,6$; $P = 0,09$ e $F_{2, 6} = 0,2$; $P = 0,79$ respectivamente). *Salminus brasiliensis* de maneira geral, ocupou preferencialmente a coluna d'água e exibiu uma natação constante. No entanto, diferenças significativas foram encontradas no uso de refúgio pelo predador (ANOVA-mr: $F_{2, 6} = 31,9$; $P = 0,001$), que

manteve o comportamento esperado em diferentes níveis de complexidade (0% = nunca se abriga e 100% = sempre se abriga), porém usando preferencialmente áreas estruturadas em tratamentos com 50% de complexidade de habitats.

Para as presas, houve interação predador \times complexidade de habitat significativa para o comportamento de uso de micro-habitat apenas para *A. altiparanae*, sendo o predador a medida de variação mais importante de acordo com eta quadrado parcial (Tabela 2). *Astyanax altiparanae* ocupou mais a superfície nos tratamentos com 0% e 100% na presença do predador, enquanto nos tratamentos com 50% de estruturação ocupou a superfície tanto na presença quanto ausência do predador (Tabela 2; Fig. 4).

O uso de micro-habitat variou significativamente com a complexidade de habitat somente para *C. piquiti* e *P. lineatus* (Tabela 2). *Cichla piquiti* permaneceu na superfície e coluna d'água em tratamentos estruturados (50% e 100%), mas selecionou a superfície e as áreas de fundo em tratamentos de 0% de estruturação. *Prochilodus lineatus* permaneceu na superfície em tratamentos com 0% e 50% de complexidade de habitat, preferindo superfície e fundo em 100% de estruturação. O uso de micro-habitat por outras espécies não variou com diferentes níveis de complexidade de habitat, com *O. niloticus* usando principalmente a superfície e o fundo e *I. punctatus* o fundo (Fig. 4).

Tabela 2. Características comportamentais das presas na presença e na ausência de *S. brasiliensis* sob diferentes complexidades de habitat: fatores entre-sujeitos (correções de Huynh-Feldt) da ANOVA-mr. Valores correspondentes ao eta-quadrado parcial (η^2) com nível de significância de *F*: * $P \leq 0,05$; ** $P \leq 0,01$; *** $P \leq 0,001$.

Medidas de variação	<i>C. piquiti</i>	<i>O. niloticus</i>	<i>I. punctatus</i>	<i>A. altiparanae</i>	<i>P. lineatus</i>
USO DE MICRO-HABITATS					
Predador	0,700**	0,808***	0,083	0,838***	0,914***
Complexidade de habitat	0,797**	0,437	0,397	0,423	0,667*
Predador × Complexidade de habitat	0,076	0,095	0,060	0,544*	0,000
USO DE REFÚGIO					
Predador	0,000	0,236	0,000	0,625**	0,000
Complexidade de habitat	0,997***	0,964***	1,000***	0,993***	0,907***
Predador × Complexidade de habitat	0,000	0,340	0,000	0,741*	0,000
FORMAÇÃO DE CARDUME					
Predador	0,418	0,607*	0,043	0,627**	0,207
Complexidade de habitat	0,250	0,080	0,510*	0,217	0,794**
Predador × Complexidade de habitat	0,032	0,682**	0,129	0,559*	0,000
ATIVIDADE					
Predador	0,727**	0,710***	0,665**	0,250	0,621*
Complexidade de habitat	0,877***	0,611*	0,792**	0,885***	0,796**
Predador × Complexidade de habitat	0,832***	0,459	0,491*	0,885***	0,000

Com exceção de *I. punctatus*, que sempre ocupou o fundo do aquário, as demais presas mudaram seu comportamento no uso de micro-habitat na presença do predador (Tabela 2). Nos tratamentos na ausência do predador, *C. piquiti* ocupou a coluna d'água e o fundo do aquário, enquanto *O. niloticus* e *P. lineatus* permaneceram próximas ao fundo do aquário. A maioria das espécies ocupou a superfície na presença de *S. brasiliensis* (Fig. 4).

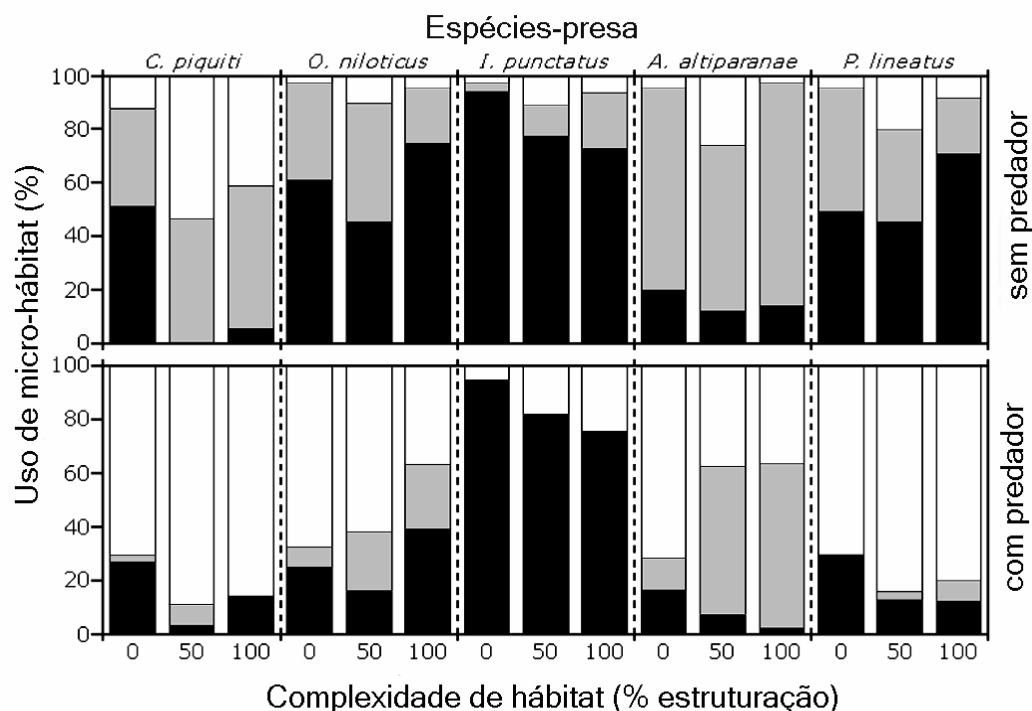


Fig. 4. Percentagem do uso de micro-habitat das espécies-presa na ausência (parte superior) e na presença de *S. brasiliensis* (parte inferior) sob diferentes níveis de complexidade de habitat.

□ = superfície, ▒ = coluna d'água, ■ = fundo.

Devido a todas as espécies-presa serem impossibilitadas de achar abrigo em tratamentos com 0% de estrutura e de encontrar áreas desestruturadas em 100% de complexidade de habitat, a análise de uso de refúgio foi avaliada apenas nos tratamentos com 50% de estruturação. A interação predador \times complexidade de habitat foi significativa para o uso de refúgio apenas para *A. altiparanae* (Tabela 2), o qual usou áreas estruturadas na presença do predador e se manteve na área desestruturada na ausência do predador, em tratamentos com 50% de estruturação (Fig. 5).

As demais espécies apresentaram diferenças significativas no uso de refúgio nos tratamentos com 50% de complexidade de habitat. *Cichla piquiti* e *I. punctatus* selecionaram áreas estruturadas, enquanto, *O. niloticus* e *P. lineatus* usaram ambas as áreas, com e sem estruturas (Fig. 5). O uso de refúgio não foi diferente significativamente para a maioria das espécies-presa na presença do predador (Tabela 2).

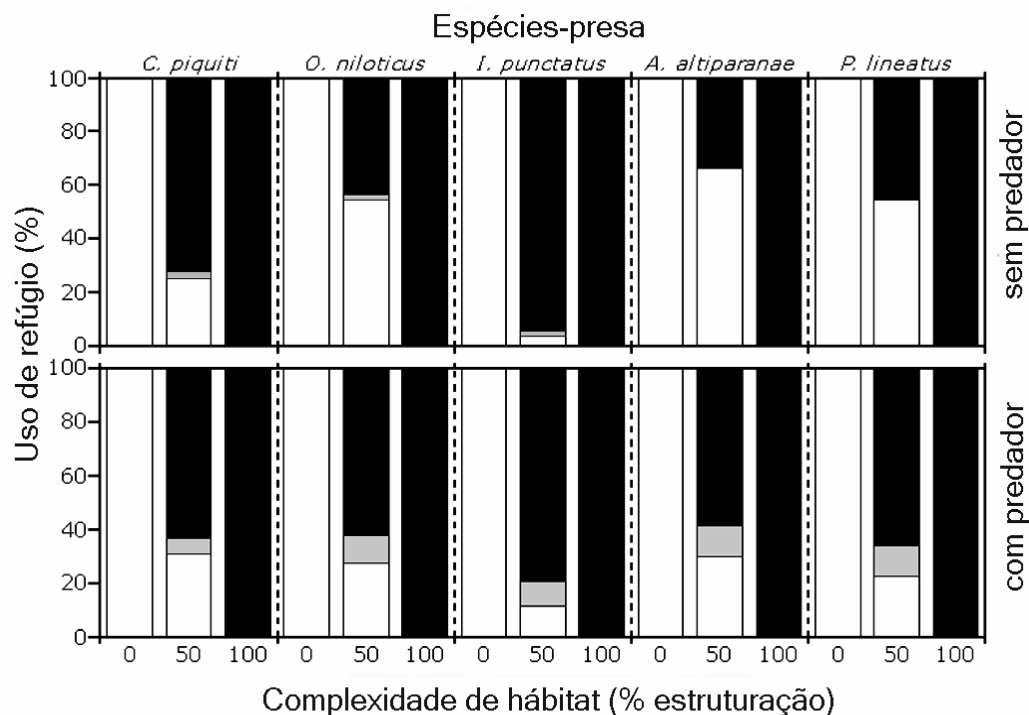


Fig. 5. Percentagem do uso de refúgio das espécies-presa na ausência (parte superior) e na presença de *S. brasiliensis* (parte inferior) sob diferentes níveis de complexidade de habitat. □ = não abrigado; ◻ = parcialmente abrigado; ■ = abrigado.

A interação predador \times complexidade de habitat foi significativa no comportamento de formação de cardume para *O. niloticus* e *A. altiparanae* (Tabela 2). Independentemente da presença do predador, *O. niloticus* apresentou um comportamento disperso em 0% de estruturação, enquanto *A. altiparanae* formou cardume nos tratamentos de 50% de complexidade de habitat (Fig. 6).

Poucas espécies mudaram significativamente o comportamento de formação de cardume em diferentes níveis de complexidade estrutural de habitat (Tabela 2). *Ictalurus punctatus* e *P. lineatus* formaram cardume em tratamentos com 0% e 50% de estruturação, respectivamente, e apresentaram tanto comportamento agregado como disperso nos tratamentos com 100% de estruturação (Fig. 6). *Cichla piquiti*, por outro lado, sempre permaneceu em cardume, independente do nível de complexidade de habitat.

O comportamento de formação de cardume não variou com a presença do predador para *C. piquiti* que de maneira geral, se manteve agregado e para *I. punctatus* e *P. lineatus* que alternaram o comportamento entre agregado e disperso (Tabela 2; Fig. 6).

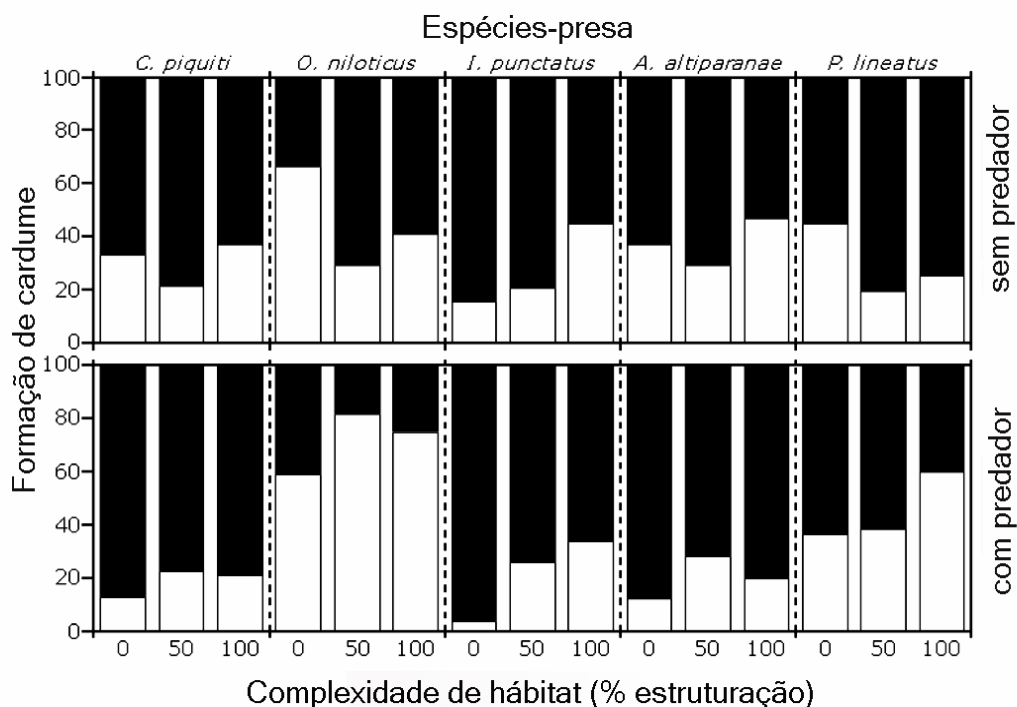


Fig. 6. Percentagem de formação ou não de cardume das espécies-presa na ausência (parte superior) e na presença de *S. brasiliensis* (parte inferior) sob diferentes níveis de complexidade de habitat. □ = disperso; ■ = agregado.

A interação predador \times complexidade de habitat foi significativa para a atividade de *C. piquiti*, *I. punctatus* e *A. altiparanae* (Tabela 2). Em tratamentos com 0% de estruturação, *C. piquiti* e *I. punctatus* passaram a nadar constantemente na presença do predador. Nos tratamentos com 50% de estruturação, *A. altiparanae* apresentou tanto comportamento inativo como em fuga (escape) na presença do predador, e nos tratamentos de 100% de complexidade de habitat *I. punctatus* se manteve mais inativo na presença do predador (Tabela 2; Fig. 7).

A atividade de *O. niloticus* e *P. lineatus* variou significativamente com o nível de complexidade estrutural de habitat. Ambas espécies alternaram o comportamento entre nadar e ficar parada nos tratamentos com 50% e 100% de complexidade de habitat, porém permaneceram nadando constantemente em 0% de estruturação (Fig. 7). A atividade das destas duas espécies-presa também foi alterada pela presença de *S. brasiliensis*, onde passaram a apresentar um comportamento mais inativo na presença deste predador.

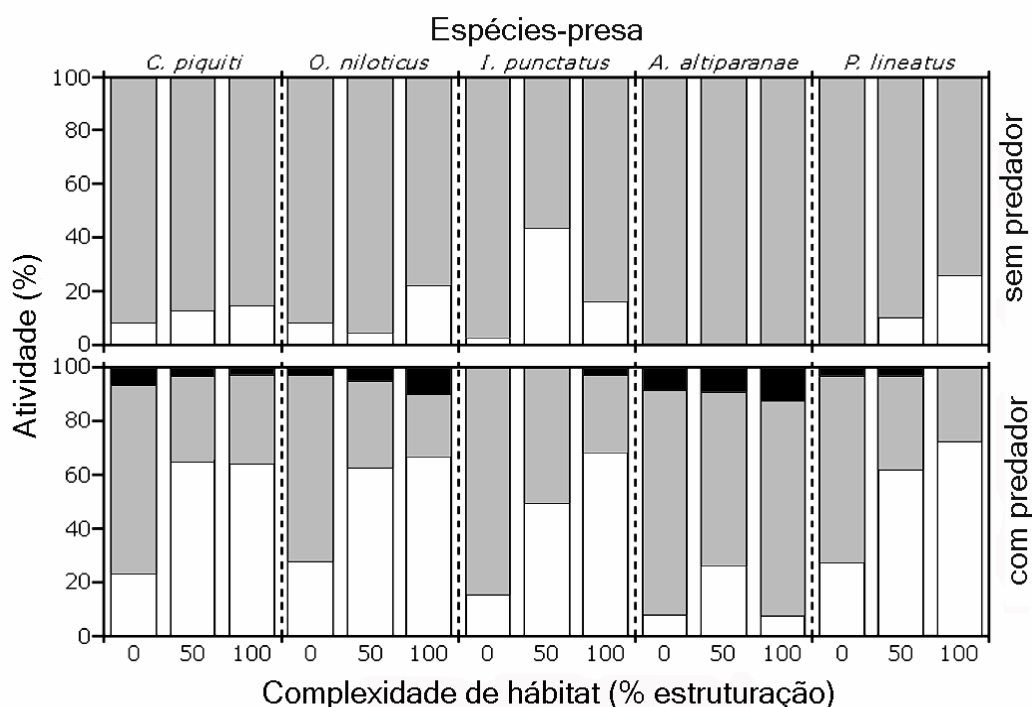


Fig. 7. Percentagem da atividade das espécies-presa na ausência (parte superior) e na presença de *S. brasiliensis* (parte inferior) sob diferentes níveis de complexidade de habitat. □ = imóvel; ■ = nadando; ■ = escapando.

Tamanho das presas

A interação tamanho da presa × complexidade de habitat não foi significativa (ANOVA: $F_{2, 51-83} \leq 3,3$; $P \geq 0,07$, para todas espécies-presa), e o tamanho das presas não foi diferente significativamente entre níveis de complexidade estrutural de habitat (ANOVA: $F_{2, 51-83} \leq 3,0$;

$P \geq 0,06$, para todas espécies-presa). O tamanho médio das presas sobreviventes foi significativamente maior para *I. punctatus*, *A. altiparanae* e *O. niloticus* (ANOVA: $F_{1, 60-83} \leq 6,4$; $P \geq 0,01$), e sem diferenças significativas para *P. lineatus* (ANOVA: $F_{1, 51} < 0,1$; $P = 0,88$) e *C. piquiti* (ANOVA: $F_{1, 58} = 0,5$; $P = 0,48$).

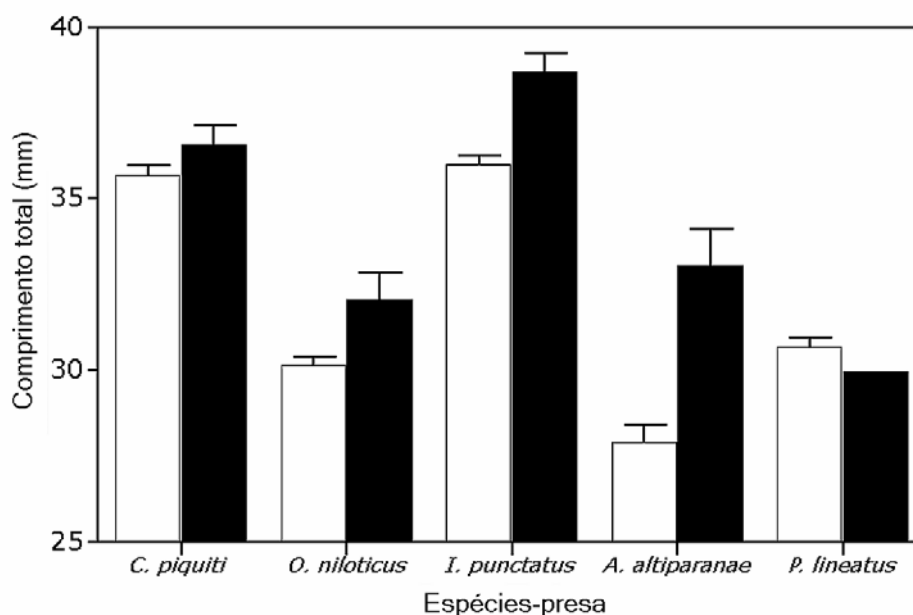


Fig. 8. Média do comprimento total (mm) das espécies-presa no início (□) e no final dos experimentos (■) na presença de *S. brasiliensis*. Linhas verticais = erro padrão.

Salminus brasiliensis consumiu preferencialmente indivíduos menores, um padrão que prevaleceu para a maioria das espécies-presa (Fig. 8). O efeito da predação na estrutura de tamanho das presas consumidas (CT das presas sobreviventes – CT das presas estocadas inicialmente), embora não tenha sido diferente significativamente devido ao baixo tamanho das amostras ($N = 5$ espécies), foi altamente correlacionado com a sobrevivência das presas (r de Pearson = 0,78; $P = 0,12$).

Discussão

Complexidade de habitat e eficiência do predador

O presente trabalho demonstrou que a complexidade estrutural de habitat pode ser ineficaz como refúgio para peixes-presa por um peixe piscívoro Neotropical. O maior consumo de presas por juvenis de *S. brasiliensis* ocorreu em tratamentos mais complexos (50% e 100% de estruturação), contrastando fortemente com os padrões comumente registrados na literatura, em que maiores complexidades de habitat promovem refúgio contra a predação (Savino e Stein 1982; Bettolli et al. 1992). Embora existam estudos que demonstram que habitats complexos podem intensificar as interações predador-presa, concentrando ambos, presa e predador (Newbrey et al. 2005) e que alguns predadores (ex.: *Micropterus salmoides* ou *Esox lucius*) podem capturar eficientemente presas em habitats complexos (Jacobsen e Perrow 1998; Sass et al. 2006), não há relato de estudos que apresentem elevadas taxas de predação em ambientes com maiores complexidades estruturais de habitat.

A maior habilidade de forrageamento por *S. brasiliensis* em ambientes estruturados pode ser explicada em parte, pela sua história de vida. Segundo Agostinho et al. (1997), as lagoas marginais existentes na Planície de Inundação do Rio Paraná, têm exercido, historicamente, um papel vital na desova, eclosão de ovos e desenvolvimento de larvas e juvenis de *S. brasiliensis*, assim como de várias espécies de peixes migradores nativos (Agostinho et al. 1997). Após alcançarem essas áreas e atingirem maior tamanho, os ovos e larvas de *S. brasiliensis* (< 10 mm CT) retornam ao canal do rio principal, sendo que indivíduos desta espécie menores que 200 mm CT raramente são encontrados no leito do rio, provavelmente devido à vulnerabilidade à predação por peixes piscívoros de maior porte (Agostinho et al. 2003b). Segundo Agostinho et al. (2003a,b) as lagoas marginais são habitats altamente complexos devido à abundância de macrófitas e de vegetações terrestres alagadas, onde juvenis de *S. brasiliensis* encontram condições favoráveis para seu crescimento, o que

justificaria, em parte, a sua eficiência predatória nos tratamentos com maiores complexidades de habitats. Outra possível explicação mecanicista, em relação à eficiência de predação de *S. brasiliensis*, pode estar relacionada à excelente habilidade de manobras e ao potencial de natação deste predador quando juvenil em ambientes estruturados (A.F.G.N. Santos, observação pessoal).

Predação seletiva por *S. brasiliensis*: o papel do comportamento e da morfologia das presas

A maioria das espécies-presa variou seu comportamento na presença do predador. A vulnerabilidade das presas à predação foi variável ao longo do tempo e entre espécies-presa (*P. lineatus* > *C. piquiti* > *O. niloticus* > *A. altiparanae* > *I. punctatus*), sendo a complexidade de habitat um fator secundário nos comportamentos, tanto do predador quanto das presas. *Salminus brasiliensis* também apresentou um padrão claro de seletividade por presas de menores tamanhos. Neste contexto, as características comportamentais e morfológicas por serem fatores chave na piscivoria de peixes, podem ter contribuído para o padrão de consumo diferenciado entre espécies-presa (Juanes et al. 2002). Entre as características comportamentais das presas, o uso de micro-habitat, de refúgio e atividade parecem ter sido as características mais importantes que influenciaram a seletividade de *S. brasiliensis*, não sendo observado implicações aparentes da formação de cardume na sobrevivência das presas. De maneira geral, todas as presas de menores tamanhos e que apresentaram um padrão combinado de se refugiar em ambientes estruturados, ocupar a superfície do aquário e se manter imóvel, foram preferencialmente predadas por *S. brasiliensis*.

As espécies invasoras *C. piquiti* e *O. niloticus* e a nativa *P. lineatus* são espécies relacionadas à vegetação submersa quando juvenis (Bickerstaff et al. 1984, Agostinho et al. 1997; Santos et al. no prelo), e ao corresponderem o padrão comportamental descrito acima

na presença do predador, apresentaram menores taxas de sobrevivência em relação às demais espécies-presa. Esses resultados corroboram parcialmente aos encontrados por Savino e Stein (1982), os quais registraram que *Lepomis macrochirus* quando ocupava a superfície do aquário, permanecendo imóvel e disperso (sem formar cardume) foi mais vulnerável à predação por *Micropterus salmoides*.

Cichla piquiti, *O. niloticus* e *P. lineatus* também mudaram seu comportamento nos tratamentos com a presença do predador e maiores níveis de complexidade de habitat, uma vez que permaneciam mais ativos ocupando principalmente a coluna d'água e o fundo do aquário nos tratamentos de 50% e 100% de estruturação de habitat na ausência de *S. brasiliensis*. As outras duas espécies também alteraram seu comportamento, mas principalmente em resposta a presença do predador, com *A. altiparanae* ocupando preferencialmente a coluna d'água do aquário e *I. punctatus* sendo mais ativo nos tratamentos sem predador. Neste contexto, alterações comportamentais das presas na presença do predador em diferentes complexidades de habitat eram razoavelmente esperadas, pois resultados similares têm sido reportados em estudos sobre relação predador-presa (Savino e Stein 1982; Nanini e Belk 2006).

Apesar do padrão de uso de refúgio e de micro-habitat por *A. altiparanae* não ser diferente significativamente de *C. piquiti*, *O. niloticus* e *P. lineatus* (presas mais consumidas), esta espécie apresentou uma atividade natatória que praticamente não foi exibida pelas demais espécies-presa. De acordo com Juanes et al. (2002) e Wolter e Arlinghaus (2003), a capacidade natatória pode afetar crucialmente a sobrevivência dos peixes. Desta forma, o menor consumo de *A. altiparanae*, poderia ser explicado pela sua capacidade natatória como estratégia de reduzir o risco de predação. Embora tenha sido observado frequentemente *S. brasiliensis* perseguindo *A. altiparanae*, raramente foi registrado um ataque com sucesso (A.F.G.N. Santos, observação pessoal). Esse resultado contrasta com o padrão reportado para

algumas espécies-presa de clima temperado, que apresentam maiores taxas de sobrevivência quando exibem um comportamento inativo (imóvel) (Teplitsky e Laurila 2007). Desta maneira, embora a atividade inativa usada por algumas espécies-presa de hábitos crípticos que muitas vezes usam a estruturação de habitat para se camuflar, pareça ser uma estratégia eficiente para reduzir o risco de predação nas interações predador-presa em ambientes temperados, esse comportamento não parece ser eficiente quanto à predação por *S. brasiliensis*.

Salminus brasiliensis apresentou, de maneira geral, uma grande habilidade em consumir espécies-presa dependentes de ambiente estruturados. *Astyanax altiparanae* é uma espécie não tão dependente de ambientes estruturados (Santos et al. no prelo), e caracterizar-se por ser uma espécie sem função críptica e de elevada versatilidade forrageira (Orsi et al. 2004). Além disso, apesar de ser uma presa que está sempre exposta a elevados riscos de predação ao longo de todo o seu ciclo de vida, devido ao seu pequeno porte (< 150 mm CT) e à diversidade de habitats que ocupa (Agostinho et al. 1997), foi uma das espécies-presa menos consumida. Como *A. altiparanae* é considerada uma das espécies mais abundantes em vários ecossistemas da Bacia do Rio Paraná (Agostinho et al. 1997), é de se esperar que sua estratégia eficiente (capacidade natatória) para escapar de *S. brasiliensis*, bem como, de outros piscívoros que ocorrem nesse ecossistema, tenha sido resultado de uma forte seleção evolutiva (Wilkins, 1988).

Além destes, outros fatores de ordem comportamental e morfológica, também podem ter contribuído para os resultados encontrados. *Ictalurus punctatus* (espécie menos consumida por *S. brasiliensis*) ocupou exclusivamente o fundo do aquário, região na qual, teoricamente, as presas foram menos vulneráveis à predação por *S. brasiliensis*. Segundo Savino e Stein (1982), presas que ocupam regiões de superfície são mais vulneráveis a predação pelo fato da interface água-ar intensificar o contraste entre o contorno da presa e o ambiente circundante, o

que justificaria em parte o menor consumo de *I. punctatus*. Além de ser a única espécie noturna, *I. punctatus* apresenta várias vantagens morfológicas em relação às demais espécies-presa. *Ictalurus punctatus* exibe espinhos dorsais e peitorais, que causam danos e/ou morte a predadores (Fine e Ladich, 2003); produz sons estridulares ao mover suas espinhas peitorais, como uma forma de manter os predadores atentos e, por conseguinte reduzir sua vulnerabilidade à predação (Fine e Ladich, 2003); e por fim foi a espécie-presa que apresentou um tamanho relativamente maior em relação as demais. Outra possível explicação quanto ao reduzido consumo de *I. punctatus* pode estar relacionado às predições gerais da teoria do forrageamento ótimo (Stephens e Krebs, 1986), com *S. brasiliensis* consumindo principalmente presas de baixo custo energético, como por exemplo, presas de menores tamanhos, menos ativas e sem estruturas morfológicas de defesa.

Implicações para a conservação

Os resultados apresentados são alternativas interessantes para a conservação da ictiofauna nativa e o manejo de espécies invasoras. O presente trabalho demonstrou que juvenis de *S. brasiliensis* são potenciais controladores de algumas espécies invasoras apresentando maior eficiência de captura de espécies-presa em ambientes com maiores complexidades de habitats. Porém, a eficiência de juvenis de *S. brasiliensis* em controlar os ciclídeos invasores *C. piquiti* e *O. niloticus* em condições naturais deve ser testada e analisada com precaução, uma vez que pequenos juvenis dessas espécies caracterizam-se por receber um longo período de cuidado parental (Lowe-McConnell, 1991). Além disso, *C. piquiti* e *O. niloticus* foram intensamente predadas durante as primeiras 48 h do experimento, nos horários subsequentes, *S. brasiliensis* aumentou sua taxa de predação sobre as espécies-presa nativas. Aparentemente, essa mudança de preferência do predador aconteceu, principalmente, em resposta a uma diminuição do tempo dependente da densidade de espécies invasoras, aumentando assim, a disponibilidade relativa de espécies-presa nativas (principalmente de *A. altiparanae*) para *S. brasiliensis*.

Devido a diversas lagoas marginais da Bacia do Rio Paraná apresentarem vegetações aquáticas abundantes, se espera que o aumento na densidade de juvenis de *S. brasiliensis* (ex.: através da conservação ou recuperação de habitat) nesses ecossistemas contribua para duas principais aplicações de conservação: i) redução da densidade das espécies invasoras *C. piquiti* e *O. niloticus* nas lagoas marginais, onde são abundantes; e ii) recuperação de populações de *S. brasiliensis*, uma das espécies que vêm sendo afetadas crescentemente por reservatórios e sobrepesca (Agostinho et al. 2003b). Contudo, com o reduzido consumo de *I. punctatus* observado nos experimentos, especula-se que o potencial de juvenis de *S. brasiliensis* em controlar essa espécie invasora, em sistemas naturais seja baixo.

Por fim, a seletividade elevada de juvenis de *S. brasiliensis* sobre a espécie nativa *P. lineatus* durante todo o período experimental e em diferentes níveis de complexidade de habitats, assim como, o aumento de consumo por *A. altiparanae*, principalmente depois da redução da densidade das demais espécies-presa devem ser consideradas, apesar de não serem esperadas conseqüências adversas para as espécies nativas, as quais compartilham habitats e seguem co-evoluindo por um longo tempo na Bacia do Rio Paraná.

Agradecimentos

Ao CNPq - Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (bolsa SWE processo n. 210199/2006-7; Edital Universal, processo n. 478541/2004-0 e bolsa CTHIDRO, processo n. 142572/2004-7, concedida a A.F.G.N. Santos); ao Programme Alban of the European Union (bolsa concedida a L.N. Santos); ao Catalan Government Distinction Award for University Research 2004 (concedido a E. García-Berthou), pelo auxílio financeiro, e aos Drs. AA Agostinho, A Bialetzki e HF Júlio Junior do NUPELIA, pela disponibilidade de infra-estrutura para realização dos experimentos em Porto Rico – PR, Brasil.

Referências

- Abdel-Tawwab M (2005) Predation efficiency of Nile catfish, *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) on fry Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758): effect of prey density, 375 predator size, feed supplementation and submerged vegetation. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 5:69–74
- Agostinho AA, Gomes LC, Júlio Junior HF (2003a) Relações entre macrófitas aquáticas e fauna de peixes. In: Thomaz SM, Bini LM (Eds.), *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. EDUEM, Maringá-PR, pp. 261–279
- Agostinho AA, Gomes LC, Suzuki HI, Júlio Junior HF (2003b) Migratory fishes of the upper Parana River basin, Brazil. In: Carolsfeld J, Harvey B, Ross C, Baer A (Eds.), *Migratory fishes of south america: biology, fisheries and conservation status*. World Fisheries Trust, Victoria, pp. 19–98
- Agostinho AA, Júlio Junior HF, Gomes LC, Bini LM, Agostinho CS (1997) Composição dinâmica e distribuição espaço-temporal da ictiofauna. In: Vazzoler EM, Agostinho AA, Hahn NS (Eds.), *A planície do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*. EDUEM, Maringá-PR, pp. 179–208
- Agostinho AA, Pelicice FM, Júlio Junior HF (2006) Biodiversidade e introdução de espécies de peixes: unidades de conservação. In: João BC, Márcia GPT, Carolina RCM (Eds.), *Unidades de conservação: ações para valorização da biodiversidade*. Instituto Ambiental do Paraná, Curitiba – PR, pp. 95–119
- Alcaraz C, García-Betthou E (2007) Life history variation of invasive mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) along a salinity gradient. *Biological Conservation* 139:83–92
- Bettoli PW, Maceina MJ, Noble RL, Betsill RK (1992) Piscivory in largemouth bass as a function of aquatic vegetation abundance. *North American Journal of Fisheries Management* 12:509–516

- Bickerstaff WB, Ziebell CD, Matter WJ (1984) Vulnerability of redbelly tilapia fry to bluegill predation with changes in cover availability. *North American Journal of Fisheries Management* 4:120–125
- Chapin FS, Zavelata ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Diaz S (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234–242
- Clavero M, García-Berthou E (2005) Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution* 20:110
- Fine ML, Ladich F (2003) Sound production, spine locking and related adaptations. In: Kapoor BG, Arratia G, Chardon M, Diogo M (Eds.) *Catfishes*. Science Publishers, Enfield, pp. 248–290
- García-Berthou E (2007) The characteristics of invasive fishes: what has been learned so far? *Journal of Fish Biology* 71 (Supplement D):1–23
- Jacobsen L, Perrow MR (1998) Predation risk from piscivorous fish influencing the diel use of macrophytes by planktivorous fish in experimental ponds. *Ecology of Freshwater Fish* 7:78–86
- Juanes F, Buckel JA, Scharf FS (2002) Feeding ecology of piscivorous fishes. In: Hart PJB, Reynolds JD (Eds.), *Handbook of fish biology and fisheries*. Blackwell Publishing, pp. 267–284
- Kolar CS, Lodge DM (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* 16:199–204
- Lowe-McConnell RL (1991) Ecology of cichlids in south american and african water, excluding the African great lakes. In: Keenleyside MHA (Ed.), *Cichlid fishes: behaviour, ecology and evolution*. Chapman Hall, London

- MacDougall AS, Turkington R (2005) Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? *Ecology* 86:42–55
- Moyle PB, Light T (1996) Fish invasions in California: do abiotic factors determine success? *Ecology* 77:1666–1670
- Mundahl ND, Melnytschuk C, Spielman DK, Harkins JP, Funk K, Bilicki A (1998) Effectiveness of bowfin as a predator on bluegill in vegetad lake. *North American Journal of Fisheries Management* 18:286–294
- Nannini MA, Belk MC (2006) Antipredator responses of two native stream fishes to an introduced predator: does similarity in morphology predict similarity in behavioural response? *Ecology of Freshwater Fish* 15:453–463
- Newbrey MG, Bosek MA, Jennings MJ, Cook JE (2005) Branching complexity and morphological characteristics of coarse woody structure as lacustrine fish habitat. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62:2110–2123
- Orsi ML, Carvalho ED, Foresti F (2004) Biologia populacional de *Astyanax altiparanae* Garutti e Britski (Teleostei, Characidae) do médio rio Paranapanema, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 21:207–218
- Rejmánek M (2000) Invasive plants: approaches and predictions. *Austral Ecology* 25:497–506
- Russell JS, Sally JH (1984) Gape-limitation, foraging tactics and prey size selectivity of two microcarnivorous species of fish. *Oecologia* 63:6–12
- Santos LN, Araújo FG, Brotto DS, no prelo. Artificial structures as tools for fish habitat rehabilitation in a Neotropical reservoir. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. DOI: 10.1002/aqc.931
- Saunders DL, Meeuwig JJ, Vincent ACJ (2002) Freshwater protected areas: strategies for conservation. *Conservation Biology* 16:30–41

- Sass GG, Gille CM, Hinke JT, Kitchell JF (2006) Whole-lake influences of littoral structural complexity and prey body morphology on fish predator-prey interactions. *Ecology of Freshwater Fish* 15:301–308
- Savino JF, Stein RA (1982) Predator-prey interaction between largemouth bass and bluegills as influenced by simulated, submersed vegetation. *Transactions of the American Fisheries Society* 111:255–266
- Simberloff D (2003) How much information on population biology is needed to manage introduced species? *Conservation Biology* 17:83–92. Stephens DW, Krebs JR (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Tabachnick BG, Fidell LS (2001) *Computer assisted research design and analysis*. Allyn e Bacon, Boston
- Teplitsky C, Laurila A (2007) Flexible defense strategies: competition modifies investment in 465 behavioral vs. morphological defenses. *Ecology* 88:1641–1646
- Thomaz SM, Bini LM (2003) *Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas*. Eduem, Maringá, Brasil.
- Wilkens H (1988) Evolution and genetics of epigeal and cave *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces). Support for the neutral mutation theory. *Evolutionary Biology* 23:271–367
- Wittenberg R, Cock MJW (2001) *Invasive alien species. How to address one of the greatest threats to biodiversity: a toolkit of best prevention and management practices*. Cab International, Wallingford, Oxon, UK.
- Wolter C, Airlinghaus R (2003) Navigation impacts on freshwater fish assemblages: the ecological relevance of swimming performance. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 13:63–89

Capítulo II



Predadores nativos são eficientes no controle de peixes invasores? Experimentos em microcosmos com o caracídeo *Brycon orbignyana*

Resumo

O potencial de *Brycon orbignyana*, um caracídeo nativo que está ameaçado de extinção, no controle de algumas espécies invasoras atualmente estabelecidas na Bacia do Rio Paraná, foi avaliado em experimentos em microcosmos. Três espécies de peixe invasoras (*Cichla piquiti*, *Oreochromis niloticus* e *Ictalurus punctatus*) e duas nativas (*Astyanax altiparanae* e *Prochilodus lineatus*) foram oferecidas como presas para juvenis de *B. orbignyana* em aquários de 300 L, com três níveis de complexidade de habitat (0%, 50% e 100%). A sobrevivência das presas variou entre as espécies (*I. punctatus* < *C. piquiti* < *O. niloticus* ~ *P. lineatus* ~ *A. altiparanae*) e ao longo do tempo, e a piscivoria de *B. orbignyana* foi claramente influenciada pela complexidade de habitat, sendo que a maior eficiência predatória ocorreu em tratamentos com menores complexidades (0% e 50%). A elevada vulnerabilidade de *C. piquiti* à predação pode ser parcialmente explicada pelo seu comportamento de ocupar a superfície e de permanecer imóvel em áreas desestruturadas. O tamanho das presas também influenciou a predação, uma vez que os maiores indivíduos das três espécies menos consumidas foram preferencialmente predados. Especula-se que os sons estridulares produzidos pelos espinhos peitorais do bagre causem resultados opostos aos encontrados por seus predadores nativos, estimulando o ataque de *B. orbignyana* e aumentando o risco de *I. punctatus* ser predado. Se sugere que *B. orbignyana* possa ajudar a controlar algumas espécies de peixes invasoras na Bacia do Rio Paraná, especialmente de *I. punctatus* e *C. piquiti*.

Palavras-chave: interações comportamentais; complexidade de habitat; interações predador-presa

Are native predators effective tools to control invasive fishes? Microcosm experiments with the Neotropical caracid *Brycon orbignyanus*

Abstract

The potential of the native, endangered caracid *Brycon orbignyanus* to control some invasive fish species presently established in the Paraná River basin was addressed through microcosm experiments. Three invasive (*Cichla piquiti*, *Oreochromis niloticus* and *Ictalurus punctatus*) and two native (*Astyanax altiparanae* and *Prochilodus lineatus*) fish species were offered as prey to juvenile *B. orbignyanus* in 300 L aquarium trials with three habitat complexity treatments (0%, 50% and 100%). Prey survival was more variable among species (*I. punctatus* < *C. piquiti* < *O. niloticus* ~ *P. lineatus* ~ *A. altiparanae*) than through time, and *B. orbignyanus* piscivory was clearly mediated by habitat complexity, with greater predator effectiveness in low-complexity treatments (0% and 50%). The high predation vulnerability of *C. piquiti* could be partially explained by its behavior, occupying the surface and structure-less areas in a motionless attitude. Prey size also affected predation vulnerability, since the largest individuals of the three less consumed species were preferentially preyed upon. We hypothesize that the stridulatory sounds produced by catfish pectoral spines lead to opposite results than for its native predators, triggering the attacks of *B. orbignyanus* and increasing *I. punctatus* predation risk. Our results suggest that *B. orbignyanus* might help to control some invasive fish species in the Paraná River basin, particularly *I. punctatus* and *C. piquiti*.

Key words: behavioural interactions; habitat complexity; predator-prey interactions

Introdução

A introdução de espécies em ambientes naturais, por meio de atividades humanas, é uma atividade que vem ocorrendo, historicamente, em todas as regiões do planeta, mas que se intensificou dramaticamente no último século. Em razão da elevada frequência e intensidade em que vem ocorrendo atualmente e da série de impactos negativos que a acompanha, a introdução de espécies não-nativas têm sido considerada como uma das maiores ameaças à conservação da biodiversidade e à manutenção do funcionamento dos ecossistemas naturais (Saunders et al. 2002; Clavero & García-Berthou 2005). Desta maneira, é esperado que o maior desafio da biologia da conservação nas próximas décadas seja manejar e controlar as espécies invasoras (Allendorf & Lundquist 2003).

No entanto, ecossistemas continentais têm recebido pouca atenção a respeito de controle e erradicação de espécies introduzidas, principalmente no caso de peixes invasores (Wittenberg & Cock 2001; Simberloff 2003). Ao contrário, a introdução de peixes tem aumentado intensivamente na região Neotropical, principalmente no Brasil (Welcomme 1988; Agostinho et al. 2006), onde vários impactos sobre espécies nativas têm sido relatados (Santos & Formagio 2000; Latini & Petrere Jr. 2004; Agostinho et al. 2006).

Os mecanismos que condicionam o estabelecimento e o impacto de espécies de peixes invasoras ainda são pouco compreendidos (Alcaraz et al. 2008) e as alternativas para seu controle e erradicação são virtualmente desconhecidas (Strong & Pemberton 2000; Wittenberg & Cock 2001; Simberloff 2003). No entanto, apesar de haver registros de experimentos que avaliam o papel da morfologia e do comportamento das presas e da complexidade de habitat em interações predador-presa (Savino & Stein 1982; Juanes et al. 2002; Abdel-Tawwab 2005), a maioria das interações entre peixes invasores e nativos são pouco conhecidas (García-Berthou 2007), além de não existir na literatura, estudos

experimentais que avaliem a eficiência de peixes predadores nativos como controladores biológicos de espécies de peixes invasores.

A Bacia do Rio Paraná, é a segunda maior bacia hidrográfica da América do Sul e caracteriza-se por apresentar a ictiofauna como o grupo mais diverso de todos os vertebrados. Esse ecossistema é um dos que mais sofrem com o avanço das alterações de cunho antrópico, principalmente pelo descaso generalizado com os corpos d'água e o gerenciamento negligente de suas bacias, além de ser considerada uma grande fornecedora de energia hidrelétrica e importante fonte de recurso pesqueiro (Agostinho et al. 2007). Atualmente, vários peixes invasores de médio e grande porte (> 300 mm CT) têm se estabelecido nesta bacia, como resultado de programas de estoques pesqueiros da década de 80, que visaram minimizar os impactos dos reservatórios (Agostinho et al. 2006). As espécies invasoras têm sido apontadas como um dos principais fatores de declínio da riqueza e abundância das espécies nativas deste ambiente, além de contribuir para a redução da densidade de peixes reofílicos (*Brycon orbignyianus*, *Salminus brasiliensis* e *Pseudoplatystoma corruscans*) que em épocas atrás eram abundantes (Agostinho et al. 2003).

Desta maneira, no presente trabalho, o potencial de juvenis de *B. orbignyianus* no controle de algumas espécies de peixes invasoras atualmente estabelecidas na Bacia do Rio Paraná foi avaliado através de experimentos em microcosmos. *Brycon orbignyianus*, conhecida como piracanjuba, é um caracídeo reofílico de grande porte (até 795 mm) nativo das bacias do rio Paraná e Uruguai (Howes 1982). Esta espécie caracteriza-se por apresentar o hábito alimentar carnívoro quando juvenil, e onívoro quando adulto e possui alto valor comercial (Howes 1982). Suas populações eram abundantes na Bacia do Rio Paraná, mas tornou-se rara, não sendo mais encontrada na calha do rio Paraná e em seus principais tributários, como o rio Grande, Tietê e Paranapanema. Atualmente, é considerada uma espécie ameaçada de extinção e se encontra na categoria “criticamente em perigo” devido a consequência de múltiplos

impactos antropogênicos, tais como alterações hidrológicas, poluição, redução de habitat, sobrepesca e introdução de espécies não-nativas (Agostinho et al. 2003; Machado et al. 2007).

Neste contexto, os objetivos deste trabalho são: i) testar se a predação de *B. orbignyanus* afeta a sobrevivência e o comportamento de peixes invasores e nativos na Bacia do Rio Paraná; e ii) investigar como a complexidade de habitats intervém nessa interação predador-presa.

Material e Métodos

Experimento

Duas espécies nativas (*Astyanax altiparanae* e *Prochilodus lineatus*) e três invasoras (*Cichla piquiti*, *Oreochromis niloticus* e *Ictalurus punctatus*) foram oferecidas como presas a um piscívoro nativo (*B. orbignyanus*). As espécies de presa nativas foram selecionadas devido à sua abundância e distribuição na Bacia do Rio Paraná (Agostinho et al. 1997), enquanto as invasoras foram selecionadas devido ao seu estabelecimento (populações que se auto-sustentam quanto a reprodução e recrutamento) em muitos ecossistemas dessa bacia, bem como seus prováveis impactos sobre as espécies nativas (Agostinho et al. 2006).

Todos os peixes foram adquiridos, em pisciculturas, para realização do experimento, em janeiro de 2006. Os experimentos foram realizados em microcosmos (aquários de vidro de 300 L, 100 cm x 50 cm x 60 cm), com diferentes níveis de complexidade de habitat. Foram usados filamentos plásticos similares a macrófitas submersas para a confecção de três tipos de estruturação de habitats: 0% = sem vegetação; 50% = vegetação intermediária; e 100% = vegetação elevada. Foram utilizados 250 fitilhos/m², de acordo com a metodologia proposta por Savino & Stein (1982).

Os indivíduos foram aclimatados por um período de 15 dias em aquários e, como medida preventiva de possíveis infecções, foram submetidos ao tratamento com fungicida e

bactericida. Todos os peixes foram anestesiados com eugenol (5 ml / 20 L de água), pesados (PT) e medidos (CT) 48 h antes da realização do experimento. Com objetivo de criar condições similares a um ambiente natural, que apresenta espécies introduzidas já estabelecidas e aclimatadas, os aquários para o experimento foram estocados, inicialmente, pelas presas e, após sua aclimação, pelo predador.

Em cada aquário foi mantido um *B. orbignyanus* com comprimento total (CT) média \pm erro padrão de $133,9 \pm 0,12$ mm e peso total (PT) de $31,3 \pm 1,17$ g, com seis indivíduos de cada espécie de $38,9 \pm 0,34$ mm CT e $0,7 \pm 0,03$ g PT (30 presas/aquário). Experimentos controle (mesma densidade de presas, sem o predador) também foram conduzidos simultaneamente, para avaliar a sobrevivência e o comportamento das presas na ausência de predação. Para cada tratamento (0%, 50% e 100% de complexidade de habitat, com e sem predador) foram realizadas três réplicas, as quais foram rodadas concomitantemente durante quatro dias consecutivos, num regime de 12h com luz e 12h sem luz. Foi quantificado o número de presas sobreviventes e registrado o comportamento do predador e das presas em intervalos de quatro horas (9h, 13h, 17h e 21h). O comportamento dos peixes foi avaliado diretamente por inspeção visual \pm 5 minutos/aquário.

Foram medidas três características comportamentais de *B. orbignyanus*: i) uso do micro-habitat (superfície; coluna d'água; fundo); ii) uso de refúgio (abrigado, ocupando área estruturada; parcialmente abrigado, usando área com e sem estrutura; e não abrigado, ocupando área desestruturada); e iii) atividade (imóvel; nadando; perseguindo; atacando). Para cada espécie-presa, quatro características comportamentais foram medidas (como as do predador, exceto quando especificado): uso de micro-habitat; uso de refúgio; formação de cardume (agregado; disperso); e atividade (imóvel; nadando; em fuga). Ao final do quarto dia, todos os aquários foram esvaziados e os peixes remanescentes foram pesados e medidos.

Análise de dados

Para a sobrevivência das presas foi feito uma análise trifatorial (ausência *versus* presença de predador; 0%, 50% e 100% de complexidade de habitat; diferentes espécies-presa) com a anova de medidas repetidas (ANOVA-mr). Foram analisados os fatores intra-sujeitos (correções de Huynh-Feldt), considerando o tempo como fator e sua interação com os tratamentos, e os fatores inter-sujeitos que foram as análises feitas dentro de cada tratamento. Os valores de sobrevivência (proporção) das presas foram transformados em arco-seno \sqrt{x} , uma vez que os pressupostos de normalidade e homocedasticidade não foram alcançados.

Cada comportamento do predador (uso de micro-habitat; uso de refúgio; e atividade) foi analisado com a complexidade de habitat, sendo aplicado uma análise unifatorial da anova de medidas repetidas (ANOVA-mr), sendo analisados os fatores intra e inter-sujeitos. Para cada comportamento de cada espécie-presa (micro-habitat, uso de refúgio, formação de cardume e atividade), foi aplicado uma análise bifatorial (ausência *versus* presença de predador; 0%, 50% e 100% de complexidade de habitat) da anova de medidas repetidas (ANOVA-mr), sendo analisados os fatores intra e inter-sujeitos.

Tanto para a sobrevivência das presas, quanto para as características comportamentais do predador e das presas foram feitas as correções de Huynh-Feldt, quando o pressuposto de esfericidade não foi alcançado. A importância dos fatores (tamanho do efeito) foi quantificada por meio do eta-quadrado parcial (η^2). Similarmente ao r^2 , o η^2 parcial indica a proporção da variação explicada por um certo efeito (soma dos quadrados (SS) do efeito / SS do efeito + SS do erro) (Tabachnick e Fidel 2001). Os valores de η^2 parcial, em conjunto com as tendências das médias em gráficos foram, portanto, utilizados na interpretação de quais fatores foram mais importantes na explicação do modelo e de quais médias diferiram entre si.

A ANOVA convencional bifatorial foi aplicada para a comparação do tamanho das presas entre tratamentos (tamanho das presas no início *versus* tamanho das presas no final dos

experimentos; 0%, 50% e 100% de complexidade de habitat). Para relacionar o tamanho das presas consumidas (média CT das presas sobreviventes de cada espécie-presa – média CT das presas estocadas inicialmente de cada espécie-presa), com a sobrevivência final das espécies-presa ($N = 5$ espécies), foi aplicado a correlação r de Pearson. Todos os testes estatísticos foram executados com o software SPSS 15.

Resultados

Sobrevivência das presas

A interação dos três fatores (predador \times espécies-presa \times complexidade de habitat) e de espécies-presa \times complexidade de habitat não foi significativa, indicando que o efeito da complexidade de habitat na sobrevivência das presas foi similar para as diferentes espécies-presa (Tabela 1).

Tabela 1. Sobrevivência das presas na presença e na ausência de *B. orbignyana* sob diferentes complexidades de habitat: fatores entre-sujeitos (correções de Huynh-Feldt) da ANOVA-mr.

Medidas de variação	d.f.	<i>F</i>	<i>P</i>	η^2 Parcial
Predador	1	76,6	< 0,001	0,561
Espécies-presa	4	10,3	< 0,001	0,406
Complexidade de habitat	2	6,4	0,003	0,176
Predador \times Espécies-presa	4	6,3	< 0,001	0,296
Predador \times Complexidade de habitat	2	7,2	0,002	0,193
Espécies-presa \times Complexidade de habitat	8	1,9	0,065	0,209
Predador \times Espécies-presa \times Complexidade de habitat	8	1,8	0,101	0,191
Erro	60			

A interação predador \times complexidade de habitat foi significativa, sendo registrado menores sobrevivências das presas nos tratamentos na presença do predador em 0% e 50% de complexidade estrutural de habitat (Tabela 1; Fig. 1).

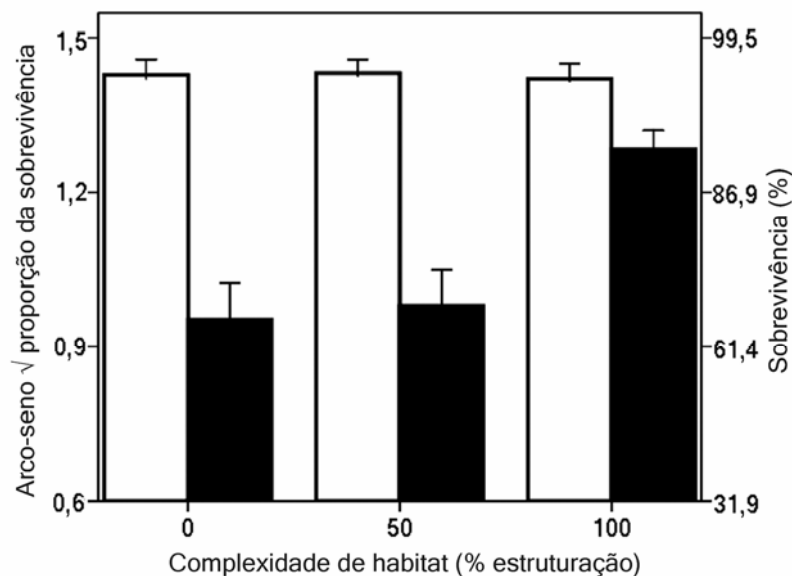


Fig. 1. Média da sobrevivência das espécies-presa na ausência (barras em branco) e na presença (barras em negro) de *B. orbignyana* sob diferentes níveis de complexidade de habitat. Linhas verticais = erro padrão. Eixo da esquerda = dados transformados em arco-seno da sobrevivência das presas; eixo da direita = percentagem de sobrevivência das presas (escala não linear).

A interação predador \times espécies-presa, também foi significativa, onde a presença do predador afetou significativamente a sobrevivência entre espécies-presa, sendo as espécies invasoras *I. punctatus* e *C. piquiti* as presas mais consumidas durante todo o experimento (Tabela 1, Fig. 2). De maneira geral, tanto o predador quanto as espécies-presa foram as principais fontes de explicação na sobrevivência das presas encontrada na interação predador \times espécies-presa de acordo com eta-quadrado parcial (Tabela 1).

Também foi detectado que as variações na sobrevivência entre espécies-presa ao longo do tempo foram significativas (ANOVA-mr: tempo \times espécies-presa, $F_{22, 327} = 4,30$; $P = < 0,001$), sendo registrado maior consumo principalmente de *C. piquiti* e *P. lineatus* durante à noite nas primeiras 48 h (Fig. 2a).

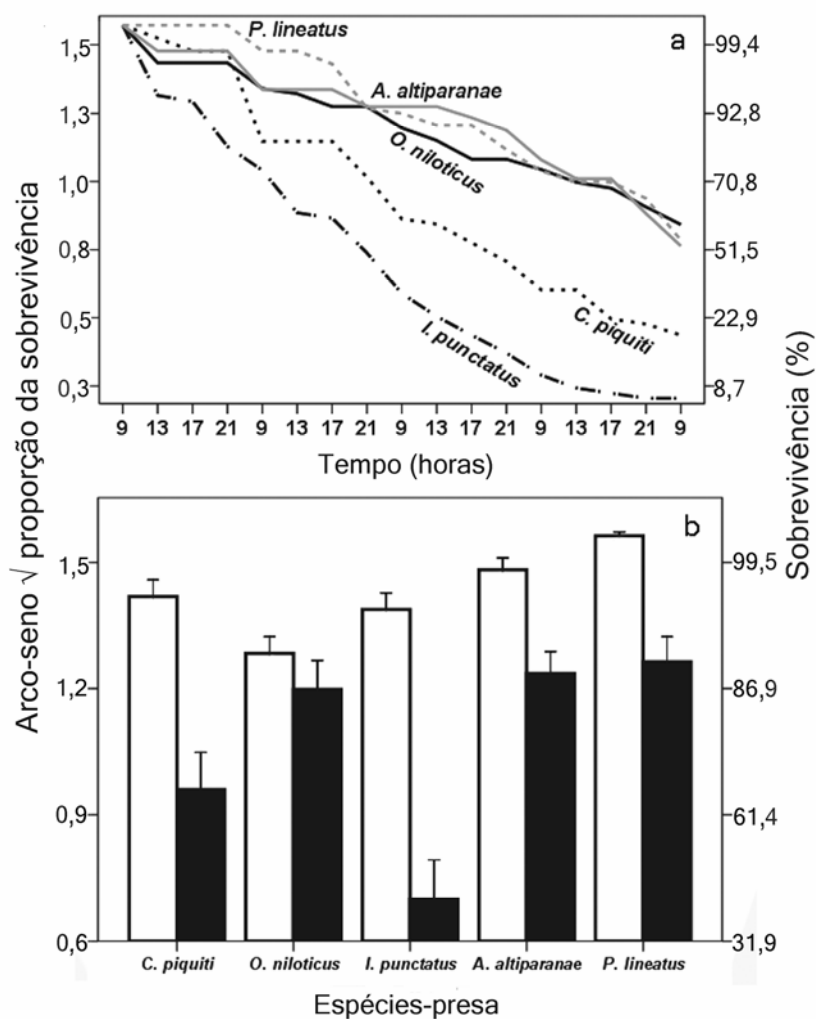


Fig. 2. a) Variação ao longo do tempo da sobrevivência das espécies-presa na presença de *B. orbignyana*. b) Média da sobrevivência das espécies-presa na ausência (barras em branco) e na presença (barras em negro) de *B. orbignyana*. Linhas verticais = erro padrão. Eixo da esquerda = dados transformados em arco-seno da sobrevivência das espécies-presa; eixo da direita = percentagem de sobrevivência das presas (escala não linear).

Comportamento do predador e das presas

O predador no comportamento de uso de micro-habitat apresentou interação tempo \times complexidade de habitat significativa (ANOVA-mr.: $F_{32, 96} = 1,9$; $P = 0,01$). O predador, de maneira geral ocupou a superfície nos tratamentos de 0% e 50% de estruturação, e o fundo nos tratamentos de 100% de complexidade de hábitat nas primeiras 52 h.

A atividade do predador foi o único comportamento que variou significativamente com o nível de complexidade de habitat (ANOVA-mr: $F_{2,6} = 18,6$; $P < 0,01$). O predador apresentou uma natação constante nos tratamentos com 0% de estruturação, ficando parado em 50% de estruturação e exibindo um comportamento intermediário (de nadar e ficar imóvel) nos tratamentos com 100% de estruturação.

Para as presas, a interação predador \times complexidade de habitat foi significativa, no comportamento de uso de micro-habitat para *C. piquiti* e *P. lineatus*, sendo a complexidade de habitat, a medida de variação mais importante (Tabela 2). *Cichla piquiti* ocupou, principalmente, a superfície em todos os tratamentos, no entanto aumentou o uso do fundo nos tratamentos com 50% de estruturação, e da superfície nos tratamentos com 0% e 100% de estruturação na presença de *B. orbignyanus* (Fig. 3).

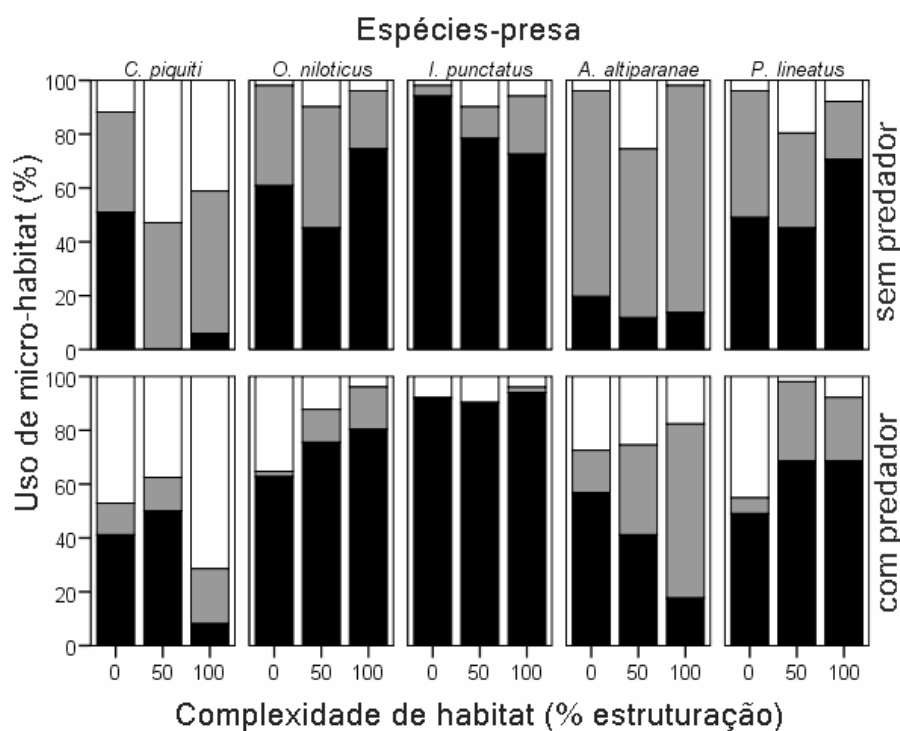


Fig. 3. Percentagem do uso de micro-habitat das espécies-presa na ausência (parte superior) e na presença de *B. orbignyanus* (parte inferior) sob diferentes níveis de complexidade de habitat. □ = superfície, ▒ = coluna d'água, ■ = fundo.

Prochilodus lineatus ocupou, preferencialmente, o fundo e a coluna d'água em todos os tratamentos, exceto em 0% de estruturação, no qual ocupou mais a superfície na presença do predador. O uso de micro-habitat pelas demais espécies não variou com a complexidade de habitat e com a presença do predador, com *I. punctatus* e *O. niloticus* ocupando preferencialmente o fundo e *A. altiparanae* a coluna d'água (Fig. 3).

Tabela 2. Características comportamentais das presas na presença e na ausência de *B. orbignyianus* sob diferentes complexidades de habitat: fatores entre-sujeitos (correções de Huynh-Feldt) da ANOVA-mr. Valores correspondentes ao eta-quadrado parcial (η^2) com nível de significância de *F*: * $P \leq 0,05$; ** $P \leq 0,01$; *** $P \leq 0,001$.

Medidas de variação	<i>C. piquiti</i>	<i>O. niloticus</i>	<i>I. punctatus</i>	<i>A. altiparanae</i>	<i>P. lineatus</i>
USO DE MICRO-HABITATS					
Predador	0,022	0,005	0,115	0,063	< 0,001
Complexidade de habitat	0,617*	0,301	0,201	0,174	0,503*
Predador × Complexidade de habitat	0,644*	0,269	0,255	0,151	0,551**
USO DE REFÚGIO					
Predador	0,821***	0,261	< 0,001	0,068**	0,354*
Complexidade de habitat	0,995***	0,961***	1,000***	0,998***	0,946***
Predador × Complexidade de habitat	0,821***	0,378	< 0,001	0,770***	0,477
FORMAÇÃO DE CARDUME					
Predador	0,265	0,001	0,747***	0,055	0,017
Complexidade de habitat	0,103	0,095	0,017	0,439*	0,421*
Predador × Complexidade de habitat	0,373	0,534**	0,434*	0,462*	0,612**
ATIVIDADE					
Predador	0,486**	0,564**	0,785***	0,327*	0,763***
Complexidade de habitat	0,075	0,039	0,478**	0,431*	0,809***
Predador × Complexidade de habitat	0,165	0,238	0,378	0,431*	0,858***

A interação predador × complexidade de habitat, foi significativa para o comportamento no uso de refúgio para *C. piquiti* que ocupou mais as áreas desestruturadas, e para *A. altiparanae*, o qual preferiu mais as áreas estruturadas nos tratamentos com 50% de estruturação na presença do predador (Tabela 2; Fig. 4).

Oreochromis niloticus e *P. lineatus* variaram o uso de refúgio entre níveis de complexidade de habitat, usando tanto áreas estruturadas quando desestruturadas, enquanto, *I. punctatus* ocupou mais as áreas estruturadas nos tratamentos com 50% de estruturação de habitat (Fig. 4). O uso de refúgio apenas por *P. lineatus* foi diferente significativamente na presença do predador. *Prochilodus lineatus* usou mais as áreas estruturadas na presença de *B. orbignyanus* (Tabela 2). *Ictalurus punctatus* e *O. niloticus*, por outro lado, independentes da presença do predador, ocuparam sempre áreas estruturadas.

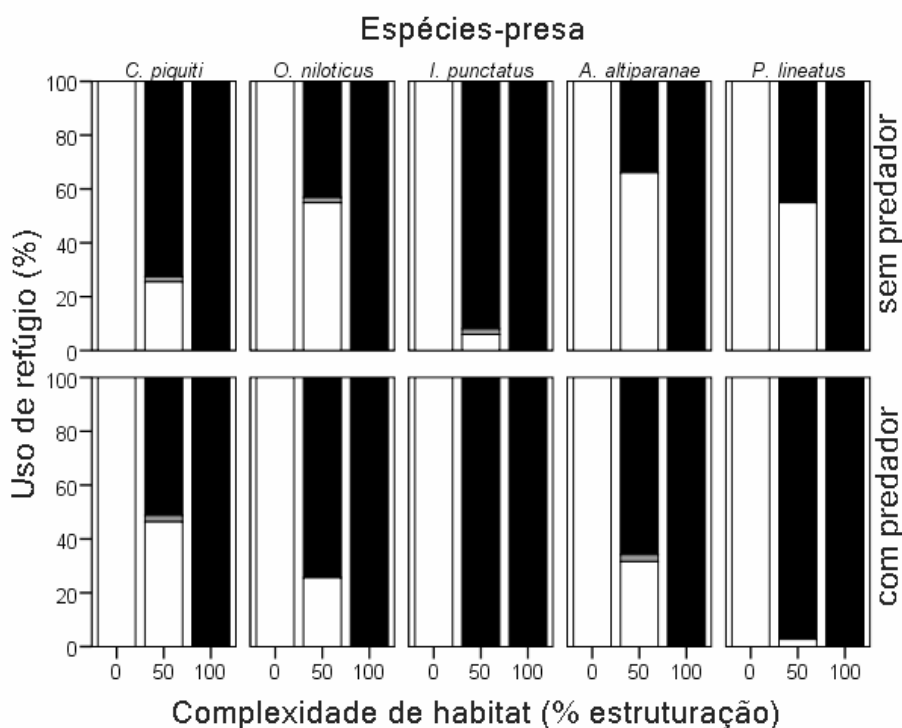


Fig. 4. Percentagem do uso de refúgio das espécies-presa na ausência (parte superior) e na presença de *B. orbignyanus* (parte inferior) sob diferentes níveis de complexidade de habitat. □ = não abrigado; ◐ = parcialmente abrigado; ■ = abrigado.

No comportamento de formar cardume, a interação predador \times complexidade de habitat foi a medida de variação mais importante de acordo com eta-quadrado parcial para todas as

espécies-presa, exceto para *C. piquiti*, que frequentemente formava cardume independente da presença do predador e da complexidade de habitat (Tabela 2).

A complexidade de habitat influenciou mais este comportamento nos tratamentos com a presença do predador, onde foi observado maiores formações de cardume nos tratamentos com 0% de estruturação e um comportamento mais disperso em 50% de estruturação de habitat. *Ictalurus punctatus* e *A. altiparanae* apresentaram um comportamento híbrido entre agregado e disperso, enquanto, *O. niloticus* e *P. lineatus* apresentaram-se mais agregados em 100% de complexidade estrutural de habitat (Fig. 5). Todas as espécies-presa, de maneira geral, formavam cardume na ausência do predador.

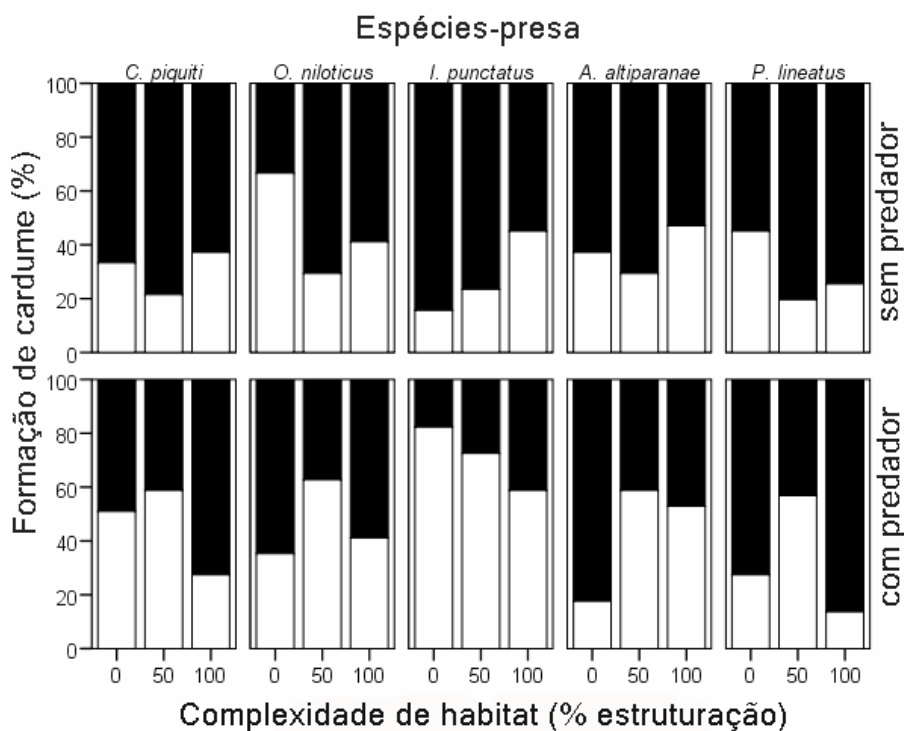


Fig. 5. Percentagem de formação ou não de cardume das espécies-presa na ausência (parte superior) e na presença de *B. orbignyanus* (parte inferior) sob diferentes níveis de complexidade de habitat. □ = disperso; ■ = agregado.

Em relação a atividade das presas, a interação predador \times complexidade de habitat foi significativa para *A. altiparanae* e *P. lineatus*, que apresentaram o comportamento inativo nos

tratamentos com 50% de estruturação, e ativo em 0% e 100% de complexidade de habitat na presença do predador (Tabela 2). A complexidade de habitat não influenciou significativamente a atividade de *C. piquiti* e *O. niloticus*, os quais apresentaram um comportamento tanto ativo quanto inativo independente da complexidade de habitat (Fig.6). No entanto, *I. punctatus* se manteve ativo em 0% e 100% e inativo em 50% de complexidade de habitat. Todas as espécies-presa exibiram um comportamento inativo na presença de *B. orbignyana*.

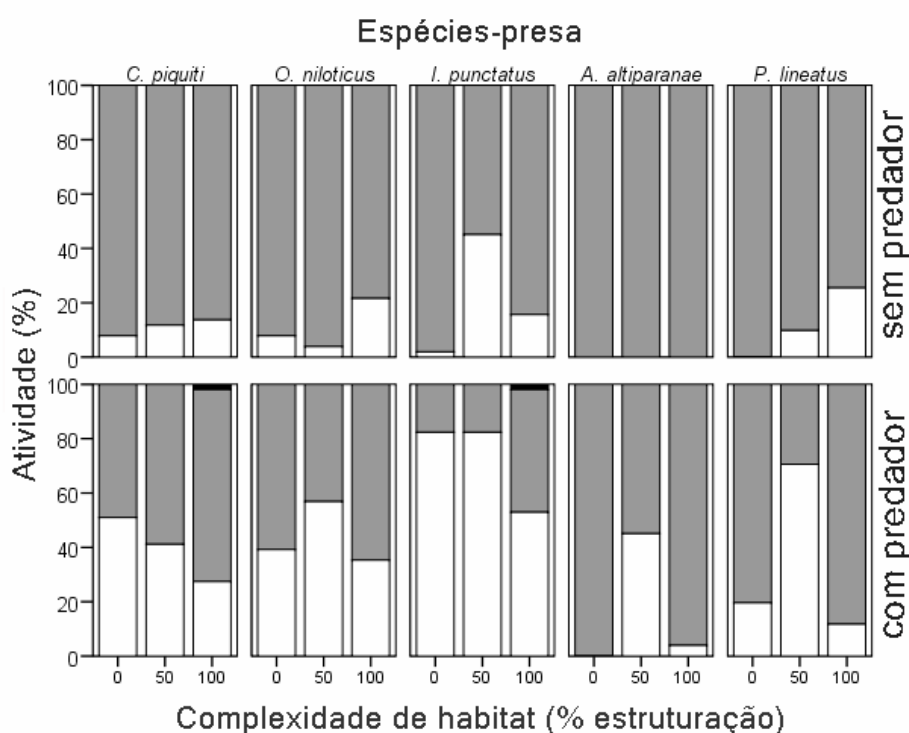


Fig. 6. Percentagem da atividade das espécies-presa na ausência (parte superior) e na presença de *B. orbignyana* (parte inferior) sob diferentes níveis de complexidade de habitat. □ = imóvel; ▒ = nadando; ■ = escapando.

Tamanho das presas

A interação tamanho da presa × complexidade de habitat, não foi significativa (ANOVA: $F_{2, 56-78} \leq 2,7$; $P \geq 0,08$), e o tamanho das presas não foi diferente significativamente entre

níveis de complexidade de habitat (ANOVA: $F_{2, 56-78} \leq 2,6$; $P \geq 0,06$, para todas espécies-presa). O efeito da predação na estrutura de tamanho das presas consumidas (CT das presas sobreviventes - CT das presas estocadas inicialmente) foi significativo e altamente correlacionado com a sobrevivência das presas (r de Pearson = 0,88; $P < 0,05$; $N = 5$ species).

A média do tamanho das presas sobreviventes foi significativamente menor para *P. lineatus*, *O. niloticus* e *A. altiparanae* (ANOVA: $F_{1, 73-78} \geq 6,2$; $P \leq 0,02$), demonstrando que *B. orbignyana* predou preferencialmente os indivíduos maiores. Porém, não houve diferença significativa na seletividade por *I. punctatus* e *C. piquiti* (ANOVA: $F_{1, 56-64} < 1,9$; $P \geq 0,17$) (Fig. 7) pelo fato de terem sido presas altamente consumidas, o que confirma que a seletividade por tamanho para estas espécies em particular, foi menos importante.

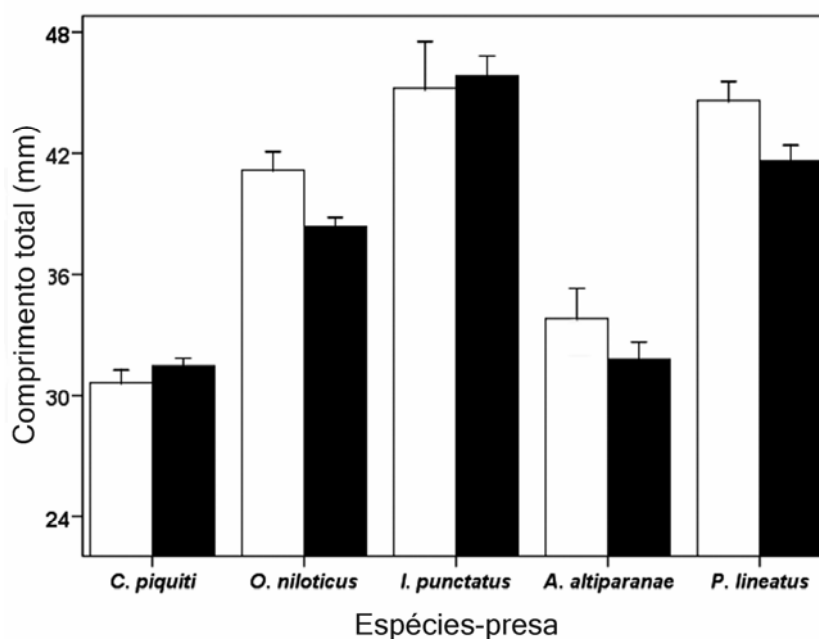


Fig. 7. Média do comprimento total (mm) das espécies-presa no início (□) e final dos experimentos (■) na presença de *B. orbignyana*. Linhas verticais = erro padrão.

Discussão

Potencial de *B. orbignyana* no controle de espécies de peixes invasores

Ictalurus punctatus e *C. piquiti* foram as espécies-presa mais consumidas por *B. orbignyana* (45 e 25% de sobrevivência menor, respectivamente, que as demais espécies-presa). Dos 54 indivíduos de cada espécie-presa inicialmente estocados em todos os tratamentos com *B. orbignyana*, apenas seis *I. punctatus* (11,1%) e quatorze *C. piquiti* (25,9%) não foram consumidos.

Apesar de não ser encontrado estudo na literatura sobre o uso de peixes carnívoros nativos no controle de peixes invasores, os resultados presentes contrastam com os resultados encontrados para uma outra espécie predadora nativa, *S. brasiliensis*, que também foi testada visando à mesma hipótese proposta neste trabalho (A.F.G.N. Santos, dados não publicados). Considerando-se que as condições experimentais eram as mesmas, a espécie nativa *P. lineatus* foi a presa mais consumida por *S. brasiliensis*, enquanto *I. punctatus* foi a presa menos consumida. A única semelhança entre ambos estudos foi o elevado consumo de *C. piquiti*, que foi a segunda espécie-presa mais predada tanto por *B. orbignyana* quanto por *S. brasiliensis*. Desta maneira, *B. orbignyana* foi mais eficiente que *S. brasiliensis* em predação de algumas espécies-presa invasoras, sendo aparentemente o melhor candidato como controlador biológico, principalmente de *I. punctatus* e *C. piquiti* na Bacia do Rio Paraná.

Além disso, os resultados sugerem algumas especulações sobre as três espécies-presa menos predadas, tais como: a) o potencial de juvenis de *B. orbignyana* no controle de *O. niloticus* em sistemas naturais é esperado que seja baixo, uma vez que esta espécie apresentou elevada sobrevivência no final dos experimentos; e b) como a vulnerabilidade de *A. altiparanae* e *P. lineatus* à predação por *B. orbignyana* também foi baixa, provavelmente devido suas histórias de vida co-evolutiva na Bacia do Rio Paraná, não são esperados

diferentes efeitos atribuíveis da predação de juvenis de *B. orbignyana* sobre estas espécies-presa nativas em seu ambiente natural.

O efeito da piscivoria de *B. orbignyana* foi claramente influenciado pela complexidade estrutural de hábitat, sendo constatadas maiores eficiências predatórias nos tratamentos com baixa complexidade (0% e 50%), principalmente sobre as invasoras *I. punctatus* e *C. piquiti*. Nenhum *I. punctatus* sobreviveu nos tratamentos de 0% e 50% de estruturação e apenas um *C. piquiti* sobreviveu nos tratamentos com 50% de estruturação e nenhum em 0% de estruturação.

A complexidade de habitat tem sido, frequentemente, relacionada a estudos de interação predador-presa, e a baixa eficiência de predação de *B. orbignyana* em ambientes com maiores complexidades de habitats pode ser atribuída à redução de sua performance natatória e da manutenção do contato visual com a presa, assim como, a maior habilidade das presas em buscar abrigo na vegetação artificial, como forma de se refugiarem. Tal padrão de eficiência predatória observada para *B. orbignyana* é condizente com trabalhos comumente encontrados de elevada taxa de predação em ambientes com baixa complexidade de habitat, que são associados a menor disponibilidade de refúgio para as presas e, conseqüentemente, maior vulnerabilidade à predação (Savino & Stein 1982; Bettolli et al. 1992).

No entanto, estes resultados contrastam fortemente com os encontrados nos experimentos com juvenis de *S. brasiliensis* (A.F.G.N. Santos, dados não publicados), o qual apresentou uma eficiência predatória inversa a de *B. orbignyana*, exibindo maiores predações nos tratamentos com maiores níveis de complexidade de habitat (50% e 100%). Segundo Agostinho et al. (2003), *B. orbignyana* e *S. brasiliensis* são espécies simpátricas, com nicho ecológico parecidos quando juvenis. Embora partilhem habitats similares (ex. lagoas marginais pouco profundas e com alta complexidade de habitats), os padrões diferenciados de piscivoria, quanto a seletividade de presas e a complexidade de habitat apresentados em

ambos trabalhos, sugerem que *B. orbignyana* e *S. brasiliensis* apresentam uma maior segregação de nicho que o esperado. Além disso, os resultados indicam que, juvenis de piscívoros Neotropicais apresentam um potencial interessante no controle de espécies invasoras, mas que suas eficiências predatórias são altamente variáveis, dependendo das características de suas histórias de vida.

Vulnerabilidade diferenciada das espécies-presa à predação

A interação predador × complexidade de habitat × espécies-presa não foi significativa e o forte efeito da presença do predador foi dependente da presa (*I. punctatus* > *C. piquiti* > *O. niloticus* ~ *P. lineatus* ~ *A. altiparanae*) e da complexidade de habitat. As características comportamentais e morfológicas de cada espécie-presa, podem ter contribuído para um consumo diferenciado entre espécies, uma vez que as duas espécies mais consumidas (*I. punctatus* e *C. piquiti*) apresentam um conjunto de características diferentes das demais presas. Nos tratamentos onde foram detectadas maiores predações (0% e 50% de complexidade de habitat), *C. piquiti* se manteve imóvel, ocupando preferencialmente a superfície e áreas desestruturadas. Estes resultados corroboram em grande parte com os resultados obtidos por Savino & Stein (1982), que observaram maior vulnerabilidade do bluegill *Lepomis macrochirus* à predação por *Micropterus salmoides*, quando se apresentavam dispersos, imóveis e ocupando a superfície de áreas menos estruturadas. Desta maneira, o conjunto das características comportamentais apresentadas por *C. piquiti*, citada anteriormente quando comparado às demais espécies-presa, pode ser a principal causa de sua maior vulnerabilidade a predação.

Ictalurus punctatus, por outro lado, apesar de permanecer também inativo nos tratamentos com baixa complexidade de habitat, diferenciou de *C. piquiti* em outros aspectos. *Ictalurus punctatus* ocupou, preferencialmente, o fundo e áreas estruturadas, se mantendo disperso (não

formando cardume) na presença do predador. No entanto, estes padrões comportamentais não explicam claramente a maior vulnerabilidade de *I. punctatus* à predação por *B. orbignyana*, uma vez que grande parte destas características foram também apresentadas pelas três espécies menos consumidas. A única característica comportamental observada que divergiu das presas menos consumidas de *I. punctatus* foi a maior capacidade de natação observada para *A. altiparanae* e *P. lineatus* na presença do predador. Uma vez que a performance natatória pode influenciar a sobrevivência de peixes-presa (Juanes et al. 2002; Wolter & Arlinghaus 2003), a maior atividade natatória de *A. altiparanae* e *P. lineatus* pode ter sido uma característica vantajosa antipredatória.

Além destes, outros fatores comportamentais e morfológicos também podem ter contribuído na seletividade de algumas presas. *Ictalurus punctatus*, por exemplo, foi a principal presa consumida e, também, a única espécie-presa com espinhos nas nadadeiras dorsais e peitorais, que poderiam funcionar como mecanismos de defesa adicionais contra a predação, o que não foi observado. Alguns trabalhos mencionam que os espinhos peitorais do *I. punctatus* produzem sons estridulares que servem para alertar os predadores dos riscos que correm, funcionando como uma função aposemática, reduzindo sua vulnerabilidade a peixes piscívoros de regiões temperadas, como o *Micropterus salmoides* e *Esox lucius* (Sörensen 1895; Kaatz 1999; Fine & Ladich 2003). No presente trabalho, o papel dos espinhos peitorais de *I. punctatus* como um mecanismo defensivo contra predadores de clima temperado, pelo menos dentro da variação de tamanho apresentado (40-50 mm CT), aparentemente foi inefetivo contra um predador Neotropical, uma vez que *I. punctatus* foi a espécie-presa preferencialmente consumida por *B. orbignyana*. Não obstante, foi observado que *I. punctatus* foi a única espécie-presa a qual *B. orbignyana* atacou de maneira agressiva, sendo registradas várias perseguições e mastigações desta presa durante 30-90 segundos e em seguida a consumia (A.F.G.N. Santos, observação pessoal). Assim, especula-se que os sons

estridulares produzidos por *I. punctatus* (que deveria afugentar o predador) podem produzir resultados opostos aos encontrados por predadores de regiões temperadas, resultando no estímulo ao ataque e conseqüentemente maior vulnerabilidade a predação por juvenis de *B. orbignyana*.

Além destes fatores, o padrão de consumo de presas apresentado por *B. orbignyana* parece também estar associado ao tamanho das presas. O tamanho da presa, aparentemente, influenciou a piscivoria de *B. orbignyana*, principalmente para as três espécies menos consumidas, cujos indivíduos de maiores tamanhos foram significativamente mais predados. Porém, a ausência deste padrão para *C. piquiti* e *I. punctatus* por terem sido altamente consumidas, revelou que o tamanho foi um fator de menor importância, sugerindo que outros fatores não examinados no presente trabalho (ex.: altura ou largura corporais), podem ter influenciado na maior seletividade por estas duas espécies-presa.

Implicações para o manejo

Os resultados do presente trabalho sugerem que juvenis de *B. orbignyana* são candidatos interessantes no controle de algumas espécies invasoras da Bacia do Rio Paraná, principalmente de *I. punctatus* e *C. piquiti*. Neste contexto, a recuperação dos estoques de *B. orbignyana* neste ecossistema poderia erradicar *I. punctatus* nos ecossistemas onde está efetivamente já estabelecida, além de poder contribuir a limitar o deslocamento desta espécie invasora para outros ecossistemas conectados à Bacia do Rio Paraná, onde ela ainda não está presente.

Brycon orbignyana também pode ser uma ferramenta importante na diminuição da densidade populacional de *C. piquiti*, que foi registrada pela primeira vez na Bacia do Rio Paraná no início da década de 80 e atualmente está distribuída, com populações estáveis em numerosos reservatórios, lagoas marginais e rios deste ecossistema (Agostinho et al. 2006,

2007). No entanto, não é esperado uma erradicação completa desta espécie por este predador, uma vez que juvenis de *C. piquiti* caracterizam-se por apresentar cuidado parental no ambiente natural (Lowe-McConnell 1991).

De maneira geral, a eficiência de *B. orbignyana* em predação, tanto *I. punctatus* como *C. piquiti*, é esperada que seja maior em ecossistemas com menores complexidades estruturais de habitat, tais como, nos canais de rios principais e algumas regiões de lagoas marginais, onde as macrófitas e outras estruturas submersas não sejam excessivamente abundantes.

Brycon orbignyana é, porém, uma espécie nativa atualmente considerada em perigo, de acordo com os critérios da Lista Vermelha da União Internacional para a Conservação da Natureza e dos Recursos Naturais (IUCN) das espécies ameaçadas (Machado et al. 2007). Existem vários argumentos para implantação de ações de manejo para promover especificamente a recuperação de sua população na Bacia do Rio Paraná. Restrições pesqueiras, regulação do pulso de inundação na planície e programas de estocagem cientificamente controladas, são uma das principais ações de manejo que podem ser empreendidas (Agostinho et al. 2003). Caso essas ações visem recuperar populações de *B. orbignyana*, elas seriam uma excelente oportunidade de testar: (i) os resultados do presente ensaio experimental em larga escala (Lodge et al. 1998); e (ii) se a recuperação de predadores nativos que estão ameaçados, reduz o sucesso de algumas espécies de peixes invasoras no Rio Paraná e em outros ecossistemas aquáticos continentais de ampla extensão na América do Sul.

Agradecimentos

Ao CNPq - Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (bolsa SWE processo n. 210199/2006-7; Edital Universal, processo n. 478541/2004-0 e bolsa CTHIDRO, processo n. 142572/2004-7, concedida a A.F.G.N. Santos); ao Programme Alban of the European Union (bolsa concedida a L.N. Santos); ao Catalan Government Distinction Award

for University Research 2004 (concedido a E. García-Berthou), pelo auxílio financeiro, e aos Drs. A.A. Agostinho, A. Bialecki e H.F. Júlio Junior do NUPELIA, pela disponibilidade de infra-estrutura para realização dos experimentos em Porto Rico –PR, Brasil.

Referências

- Abdel-Tawwab, M. 2005. Predation efficiency of Nile catfish, *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) on fry Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758): effect of prey density, predator size, feed supplementation and submerged vegetation. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 5: 69-74
- Agostinho, A. A., Júlio Jr., H. F., Gomes, L. C., Bini, L. M. & Agostinho, C. S. 1997. Composição dinâmica e distribuição espaço-temporal da ictiofauna. In: Vazzoler, E. M., Agostinho, A. A. & Hahn, N. S., eds. *A planície do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*. Maringá: Eduem, pp. 179-208.
- Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Suzuki, H. I., Júlio Jr., H. F. 2003. Migratory fishes of the upper Parana River basin, Brazil. In: Carolsfeld, J., Harvey, B., Ross, C. & Baer, A., eds. *Migratory fishes of South America: biology, fisheries and conservation status*. Victoria: World Fisheries Trust, pp. 19-98.
- Agostinho, A. A., Pelicice, F. M. & Júlio Jr., H. F. 2006. Biodiversidade e introdução de espécies de peixes: unidades de conservação. In: João, B. C., Márcia, G. P. T. & Carolina, R. C. M., eds. *Unidades de conservação: ações para valorização da biodiversidade*. Instituto Ambiental do Paraná, Brasil, pp. 95-119.
- Agostinho, A. A., Pelicice, F. M., Petry, A. C., Gomes, L. C. & Júlio Jr., H. F. 2007. Fish diversity in the upper Paraná River basin: habitats, fisheries, management and conservation. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 10: 174–186.

- Alcaraz, C., Bisazza, A. & García-Berthou, E. 2008. Salinity mediates the competitive interactions between invasive mosquitofish and an endangered fish. *Oecologia* 155: 205–213.
- Allendorf, F. W. & Lundquist, L. L. 2003. Introduction: population biology, evolution, and control of invasive species. *Conservation Biology* 17: 24–30.
- Bettolli, P. W., Maceina, M. J., Noble, R. L. & Betsill, R. K. 1992. Piscivory in largemouth bass as a function of aquatic vegetation abundance. *North American Journal of Fisheries Management* 12: 509-516.
- Clavero, M. & García-Berthou, E. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 110.
- Fine, M. L. & Ladich, F. 2003. Sound production, spine locking and related adaptations. In: Kapoor, B. G., Arratia, G., Chardon, M. & Diogo, M., eds. *Catfishes*. Science Publishers, Enfield, pp. 248-290.
- García-Berthou, E. 2007. The characteristics of invasive fishes: what has been learned so far? *Journal of Fish Biology* 71: 1–23.
- Howes, G. 1982. Review of the generous *Brycon* (Teleostei: Characoidei). *Bulletin of the British Museum Natural History* 43 :1-47.
- Juanes, F., Buckel, J. A. & Scharf, F. S. 2002. Feeding ecology of piscivorous fishes. In: Hart, P. J. B. & Reynolds, J. D., eds. *Handbook of fish biology and fisheries*. Blackwell Publishing, pp. 267-284.
- Kaatz, I. M. 1999. The behavioral and morphological diversity of sound communication systems in a clade of tropical catfishes, with comparison to ten additional acoustic catfish families (Order Siluriformes, Superfamily Aroidei). New York, Syracuse: State Univ.

- Latini, A. O. & Petrere Jr., M. 2004. Reduction of a native fish fauna by alien species: an example from Brazilian freshwater tropical lakes. *Fisheries Management and Ecology* 11: 71-79.
- Lodge, D. M., Stein, R. A., Brown, K. M., Covich, A. P., Brönmark, C., Garvey, J.E. & Klosiewski, S. P. 1998. Predicting impact of freshwater exotic species on native biodiversity: challenges in spatial scaling. *Australian Journal of Ecology* 23: 53-67.
- Lowe-McConnell, R. L. 1991. Ecology of cichlids in south american and african water, excluding the African great lakes. In: Keenleyside, M. H. A. ed. *Cichlid fishes: behaviour, ecology and evolution*. London: Chapman and Hall, pp. 60-85.
- Machado, A., Drummond, G., Martins, C. S. 2007. *Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção*. Belo Horizonte, Brasil: Fundação Biodiversitas.
- Santos, G. B. & Formagio, O. S. 2000. Estrutura da ictiofauna dos reservatórios do rio Grande com ênfase no estabelecimento de peixes exóticos. *Informe Agropecuário* 203: 98-106.
- Saunders, D. L., Meeuwig, J. J. & Vincent, A. C. J. 2002. Freshwater protected areas: strategies for conservation. *Conservation Biology* 16: 30-41.
- Savino, J. F. & Stein, R. A. 1982. Predator-prey interaction between largemouth bass and bluegills as influenced by simulated, submersed vegetation. *Transactions of the American Fisheries Society* 111: 255-266.
- Simberloff, D. 2003. How much information os population biology is need to manage introduced species? *Conservation Biology* 17: 83-92.
- Sörensen, W. 1895. Are the extrinsic muscles of airbladder in some Siluroidae, and the “elastic spring” apparatus of others subordinate to the voluntary production of sounds? What is, according to our Present Knowledge, the Function of the Weberian Ossicles? *J. Anat. Physiol.* 29: 109-139

- Strong, D. & Pemberton, R. W. 2000. Biological control of invading species-risk and reform. *Science* 288: 1969-1970
- Tabachnick, B. G. & Fidel, L. S. 2001. Computer assisted research design and analysis. Allyn and Bacon, Boston
- Welcomme, R. L. 1988. International introductions of inland aquatic species. FAO Fish. Tech. Paper 294: 1-318
- Wittenberg, R. & Cock, M. J. W. 2001. Invasive alien species. How to address one of the greatest threats to biodiversity: a toolkit of best prevention and management practices. Cab International, Wallingford, Oxon, UK
- Wolter, C. & Arlinghaus, R. 2003. Navigation impacts on freshwater fish assemblages: the ecological relevance of swimming performance. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 13: 63–89.

Capítulo III



O predador nativo *Pseudoplatystoma corruscans* como controlador biológico de peixes invasores em ecossistemas Neotropicais

Resumo

Foi testado experimentalmente o potencial de juvenis de *Pseudoplatystoma corruscans*, um peixe piscívoro nativo, no controle de algumas espécies de peixes atualmente estabelecidas na Bacia do Rio Paraná, Brasil. Três espécies de peixe invasoras (*Cichla piquiti*, *Oreochromis niloticus* e *Ictalurus punctatus*) e duas nativas (*Astyanax altiparanae* e *Prochilodus lineatus*) foram oferecidas como presas para *P. corruscans* em microcosmos, com três tratamentos de complexidade de habitat (0%, 50% e 100% de estruturas). A sobrevivência de presas foi variável ao longo do tempo e entre espécies ($C. piquiti < O. niloticus < A. altiparanae < P. lineatus < I. punctatus$), sendo mais influenciada pela interação comportamental do predador e da presa do que a variação de tamanho das presas. A complexidade de habitat não afetou diretamente a piscivoria de *P. corruscans*, mas algumas espécies-presa variaram seu comportamento no uso de micro-habitat e de formar cardume entre os tratamentos de complexidade de habitat na presença do predador. *Pseudoplatystoma corruscans* predou, preferencialmente, indivíduos menores de espécies com poucas características morfológicas defensivas e que mantinham um comportamento disperso (não formavam cardume). Espera-se que o aumento da abundância de *P. corruscans* possa controlar algumas espécies invasoras na Bacia do Rio Paraná, principalmente os ciclídeos *C. piquiti* e *O. niloticus*.

Palavras-chave: interações predador-presa; comportamento de presas; complexidade de habitat; experimentos em microcosmos.

The native predator *Pseudoplatystoma corruscans* as biological controller of invasive fishes in Neotropical ecosystems

Abstract

We experimentally tested the potential of juvenile *Pseudoplatystoma corruscans*, a native piscivorous fish, to control some invasive fish species presently established in the Paraná River basin, Brazil. Three invasive (*Cichla piquiti*, *Oreochromis niloticus* and *Ictalurus punctatus*) and two native (*Astyanax altiparanae* and *Prochilodus lineatus*) fish species were offered as prey to *P. corruscans* in microcosms with three habitat complexity treatments (0%, 50% and 100% structure). Prey survival was variable through time and among species ($C. piquiti < O. niloticus < A. altiparanae < P. lineatus < I. punctatus$), relying largely on predator and prey behavioural interactions than on species-specific prey size variance. Habitat complexity did not directly affect *P. corruscans* piscivory but some prey species changed their microhabitat use and schooling behavior among habitat treatments in the presence of predator. *Pseudoplatystoma corruscans* preyed preferentially on smaller individuals of those invasive species with weak morphological defensive features and that persisted in a scattering (non-schooling) behavior. We hypothesize that increasing the abundance of *P. corruscans* might aid to control some invasive species in the Paraná River basin, particularly the cichlids *C. piquiti* and *O. niloticus*.

Key words: predator-prey interactions; prey behaviour; habitat complexity; microcosm experiment.

Introdução

A introdução de espécies não-nativas está aumentando mundialmente apesar de ser reconhecida como uma das principais ameaças para a biodiversidade e o funcionamento de ecossistemas continentais (Saunders et al. 2002; Clavero & García-Berthou 2005). O estabelecimento de espécies de peixes não-nativas em água doce tem conduzido fortes impactos ecológicos e socio-econômicos, como por exemplo, a extinção aparente de 200 espécies de ciclídeos nativos posteriormente a introdução da perca do Nilo *Lates niloticus* no Lago Victoria, África (Balirwa et al. 2003) e a extinção local de 13 das 17 espécies de peixes nativos depois da introdução de tucunaré *Cichla cf. ocellaris* no Lago Gatun, Panamá (Zaret & Paine, 1973). Embora tem sido registrado um aumento da introdução de peixes não-nativos na América do Sul e principalmente no Brasil (Welcomme 1988), poucos são os trabalhos de ecossistemas continentais Neotropicais que aportam sobre as características do sucesso de invasões e os impactos das espécies invasoras sobre as espécies nativas (Santos & Formagio 2000; Latini & Petrere Jr 2004; Agostinho et al. 2006).

De maneira geral, os ecossistemas continentais têm recebido pouca atenção a respeito do controle e erradicação de espécies invasoras, em especial a ictiofauna (Simberloff 2003). A caracterização do sucesso de espécies de peixes invasoras vem sendo crescentemente estudada, mas com a maioria dos conhecimentos atuais registrados em ecossistemas temperados (García-Berthou 2007). Além disso, os mecanismos mediadores de estabelecimento de peixes invasores e seus respectivos impactos permanecem pouco investigados (Alcaraz et al. 2008), e alternativas sustentáveis no controle e erradicação de peixes invasores ainda são, em grande parte desconhecidas, tanto em ecossistemas tropicais quanto temperados (Strong & Pemberton 2000; Wittenberg & Cock 2001; Simberloff 2003).

A Bacia do Rio Paraná, Brasil, apresenta uma ampla extensão (2 800 000 km²) e abriga mais de 250 espécies de peixes de água doce, além de ser a maior fornecedora de energia

elétrica nacional e apresentar uma intensiva produção agrícola e importante produção pesqueira (Agostinho et al. 2007). Os represamentos e a sobrepesca têm sido as principais atividades antropogênicas que têm impactado os recursos pesqueiros deste ecossistema por um longo tempo. Porém, o declínio da riqueza e abundância das espécies nativas neste *hot spot* de diversidade tem sido recentemente acelerado pelo estabelecimento de várias espécies introduzidas de médio e grande porte (> 300 mm CT), resultantes de programas de estocagem pesqueira da década de 80 conduzidos por companhias hidrelétricas, por escape de sistemas de cultivo e/ou pela introdução deliberada por pescadores esportivos (Agostinho et al. 2006). Por exemplo, a depleção dos estoques de espécies de peixes migradores, tais como, *Brycon orbignyianus*, *Salminus maxillosus*, e *Pseudoplatystoma corruscans*, tem sido, em parte, relacionados a interações com espécies invasoras presentes neste ecossistema (Agostinho et al. 2003).

Neste contexto, o presente trabalho visou analisar em experimentos em microcosmos o potencial de juvenis de *P. corruscans* no controle de algumas espécies de peixes invasoras atualmente estabelecidas na Bacia do Rio Paraná. *Pseudoplatystoma corruscans*, conhecido como surubim-pintado, é um grande potamódromo (> 150 mm CT) e um bagre piscívoro nativo, historicamente importante na pesca comercial e recreativa da Bacia do Rio Paraná, cujo estoque de suas populações vem sofrendo declínios consideráveis advindos, principalmente, de represamentos e sobrepesca (Marques 1993; Agostinho et al. 2003).

Desta maneira, mas especificamente, os objetivos deste trabalho são: i) testar se a predação de *P. corruscans* afeta a sobrevivência e o comportamento de peixes invasores e nativos na Bacia do Rio Paraná; e ii) investigar como a complexidade de habitats intervém nessa interação predador-presa.

Material e Métodos

Aclimação dos peixes

Cinquenta juvenis do predador nativo *P. corruscans* e 2.000 juvenis de cada espécie-presa (três invasoras: *Cichla piquiti*, *Oreochromis niloticus* e *Ictalurus punctatus*, e duas nativas: *Astyanax altiparanae* e *Prochilodus lineatus*) foram adquiridos em estações de piscicultura idôneas, localizadas na área de influência da Bacia do Rio Paraná, para realização dos experimentos, em janeiro de 2006. Antes de iniciar os experimentos, os indivíduos foram aclimatados por um período de 15 dias em aquários e como medida preventiva de possíveis infecções, foram submetidos ao tratamento com fungicida e bactericida. Os aquários foram monitorados a uma temperatura ($26 \pm 1,5^\circ\text{C}$) e fotoperíodo (num regime de 12h com luz e 12h sem luz) constantes. As presas foram alimentadas duas vezes ao dia (manhã e noite) com ração comercial para peixes e alimentos vivos (*Artemia salina*), enquanto os predadores foram alimentados uma vez ao dia, com pequenos juvenis de *Leporinus elongatus* e *Oligochaetas*.

Cento e oito indivíduos de cada espécie-presa (incluindo o controle) e 9 predadores foram aleatoriamente selecionados e anestesiados com eugenol (5 ml / 20 L de água), pesados (PT) e medidos (CT) 48 h antes da realização do experimento. Os experimentos foram realizados em microcosmos (aquários de vidro de 300 L, 100 cm x 50 cm x 60 cm) com sistema de recirculação de água, com três níveis de complexidade estrutural de habitat (descritos à seguir). Com a finalidade de criar condições similares a um ambiente natural, que apresenta espécies introduzidas já estabelecidas e aclimatadas, os aquários para o experimento foram estocados inicialmente pelas presas e, após sua aclimação, pelo predador. Seis indivíduos de cada espécie-presa ($N = 30$; com comprimento total (CT) média \pm erro padrão de $40,8 \pm 8,3$ mm; e peso total (PT) \pm erro padrão de $0,7 \pm 0,4$ g) e apenas um *P. corruscans* ($173,7 \pm 0,3$ mm de CT; $20,3 \pm 2,3$ g de PT) foram estocados em cada aquário experimental. Experimentos

controle (mesma densidade de presas, sem o predador) também foram realizados simultaneamente, para testar a sobrevivência e o comportamento das presas na ausência de predação.

Desenho experimental

Com a finalidade de analisar a sobrevivência das presas na presença e ausência do predador em diferentes níveis de complexidade de habitats, foram usados filamentos plásticos similares a vegetação aquática submersa. Foram confeccionados três tipos de estruturação de habitats: 0% = sem vegetação; 50% = vegetação intermediária; e 100% = vegetação elevada. Foram utilizados 250 fitilhos/m², de acordo com a metodologia proposta por Savino & Stein (1982), a fim de simular os níveis de estruturação de habitats típicos de lagoas marginais encontradas na Bacia do Rio Paraná (Thomaz & Bini 2003).

O número de presas sobreviventes e os padrões comportamentais de ambos predador e presas foram registrados em intervalos de quatro horas (9h, 13h, 17h e 21h) durante 96 h. O comportamento dos peixes foi avaliado diretamente por inspeção visual de ± 5 minutos/aquário. Foram medidas três características comportamentais de *P. corruscans*: i) uso do micro-habitat (superfície; coluna d'água; fundo); ii) uso de refúgio (abrigado, ocupando área estruturada; parcialmente abrigado, usando área com e sem estrutura; e não abrigado, ocupando área desestruturada); e iii) atividade (inativo; nadando; perseguindo; atacando). Para cada espécie-presa, quatro características comportamentais foram medidas (como as do predador, exceto quando especificado): uso de micro-habitat; uso de refúgio; formação de cardume (agregado; disperso); e atividade (inativo; nadando; em fuga).

Para cada tratamento (0%, 50% e 100% de complexidade de habitat, com e sem predador) foram realizadas três réplicas concomitantemente durante quatro dias consecutivos, num regime de 12h com luz e 12h sem luz. Ao final do quarto dia, todos os aquários foram esvaziados e os peixes remanescentes foram pesados e medidos.

Análises de dados

Para a sobrevivência das presas foi feito uma análise trifatorial (ausência *versus* presença de predador; 0%, 50% e 100% de complexidade de habitat; diferentes espécies-presa) da anova de medidas repetidas (ANOVA-mr). Foram analisados os fatores intra-sujeitos (correções de Huynh-Feldt), considerando o tempo como fator e sua interação com os tratamentos, e os fatores inter-sujeitos que foram as análises feitas dentro de cada tratamento. Os valores de sobrevivência (proporção) das presas foram transformados em arco-seno \sqrt{x} , uma vez que os pressupostos de normalidade e homocedasticidade não foram alcançados.

Cada comportamento do predador (uso de micro-habitat; uso de refúgio; e atividade) foi analisado com a complexidade de habitat, sendo aplicado uma análise unifatorial da anova de medidas repetidas (ANOVA-mr), sendo analisados os fatores intra e inter-sujeitos. Para cada comportamento de cada espécie-presa (micro-habitat, uso de refúgio, formação de cardume e atividade), foi aplicado uma análise bifatorial (ausência *versus* presença de predador; 50% de complexidade de habitat) da anova de medidas repetidas (ANOVA-mr), sendo analisados os fatores intra e inter-sujeitos. Tanto para o comportamento do predador quanto das presas, o uso de refúgio foi analisado apenas em 50% de complexidade estrutural de habitat.

Para a sobrevivência das presas, e para as características comportamentais do predador e das presas foram feitas as correções de Huynh-Feldt, quando o pressuposto de esfericidade não foi alcançado. A importância dos fatores (tamanho do efeito) foi quantificada por meio do eta-quadrado parcial (η^2). Similarmente ao r^2 , o η^2 parcial indica a proporção da variação explicada por um certo efeito (soma dos quadrados (SS) do efeito / SS do efeito + SS do erro) (Tabachnick e Fidel 2001). Os valores de η^2 parcial, em conjunto com as tendências das médias em gráficos foram, portanto, utilizados na interpretação de quais fatores foram mais importantes na explicação do modelo e de quais médias diferiram entre si.

A ANOVA convencional bifatorial foi aplicada para comparação do tamanho das presas entre tratamentos (tamanho das presas no início *versus* tamanho das presas no final dos experimentos; 0%, 50% e 100% de complexidade de habitat). Para relacionar o tamanho das presas consumidas (média CT das presas sobreviventes de cada espécie-presa – média CT das presas estocadas inicialmente de cada espécie-presa), com a sobrevivência final das espécies-presa ($N = 5$ espécies), foi aplicado a correlação r de Pearson. Todos os testes estatísticos foram executados com o software SPSS 15.

Resultados

Sobrevivência das presas e sua seletividade por tamanho

As interações predador \times espécies-presa \times complexidade de habitat; espécies-presa \times complexidade de habitat; e predador \times complexidade de habitat não foram significativas, indicando que o padrão de sobrevivência das espécies-presa foi similar para os diferentes níveis de complexidade de habitat (Tabela 1).

Tabela 1. Sobrevivência das presas na presença e na ausência de *P. corruscans* sob diferentes complexidades de habitat: fatores entre-sujeitos (correções de Huynh-Feldt) da ANOVA-mr.

Medidas de variação	d.f.	<i>F</i>	<i>P</i>	η^2 Parcial
Predador	1	31,5	< 0,001	0,344
Espécies-presa	4	8,4	< 0,001	0,358
Complexidade de habitat	2	1,9	0,313	0,038
Predador \times Espécies-presa	4	7,5	< 0,001	0,333
Predador \times Complexidade de habitat	2	1,7	0,183	0,055
Espécies-presa \times Complexidade de habitat	8	0,8	0,591	0,098
Predador \times Espécies-presa \times Complexidade de habitat	8	0,4	0,896	0,055
Erro	60			

De maneira geral, a presença do predador, espécies-presa e interação predador \times espécies-presa representaram as fontes de variação mais importantes na explicação dos padrões de sobrevivência das presas de acordo com eta-quadrado parcial (Tabela 1), sendo as duas últimas fontes de variação relacionadas principalmente em decorrência da baixa vulnerabilidade de *I. punctatus* à predação por *P. corruscans* (apenas um indivíduo em todos os tratamentos) e a sua menor sobrevivência nos tratamentos sem predador (Fig. 1a).

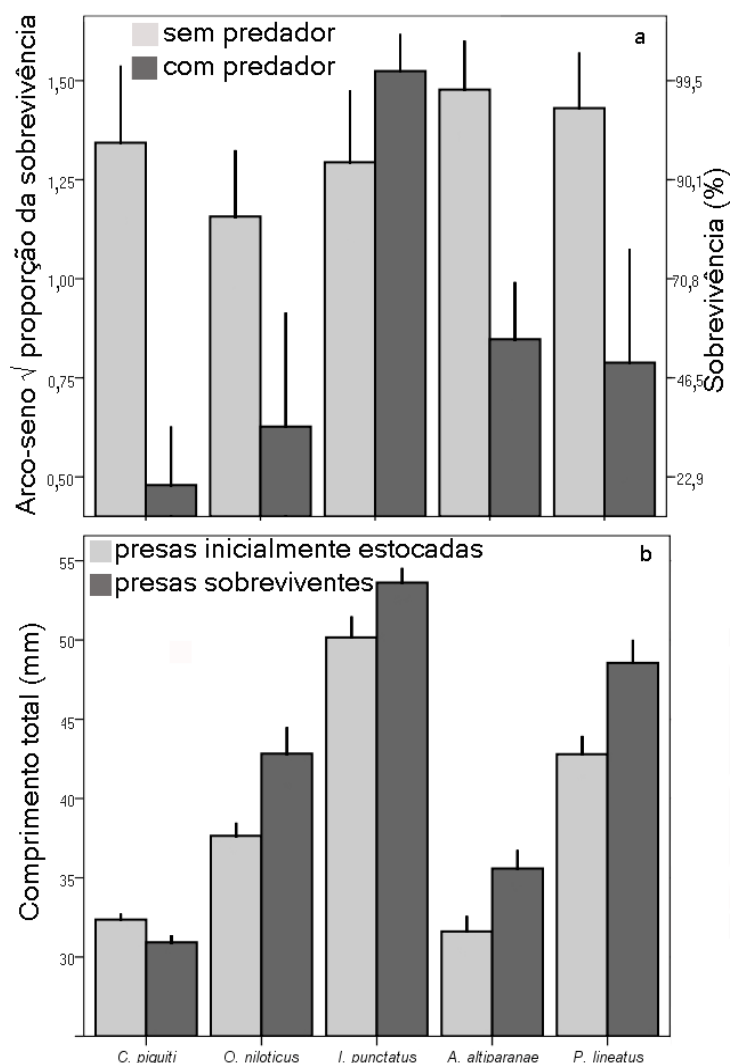


Fig. 1. a) Média da sobrevivência das espécies-presa na ausência e presença de *P. corruscans*.

Eixo da esquerda = dados transformados em arco-seno da sobrevivência das espécies-presa;

eixo da direita = porcentagem de sobrevivência das presas (escala não linear); b) Média do

comprimento total (mm) das espécies-presa no início e final dos experimentos na presença de *P. corruscans*. Linhas verticais = erro padrão.

A complexidade estrutural de habitat não afetou significativamente a sobrevivência das presas (Tabela 1). *Ictalurus punctatus* teve uma taxa de sobrevivência próxima de 100% na presença do predador, representando a presa menos consumida (Fig. 1a), enquanto nos tratamentos sem predador, sua taxa de sobrevivência foi comparativamente menor (Fig. 1a), sugerindo uma interação negativa com as demais espécie-presa.

A presença do predador variou significativamente a sobrevivência entre espécies-presa, sendo as espécies invasoras *C. piquiti* e *O. niloticus* as presas mais consumidas (Tabela 1; Fig. 1a). *Pseudoplatystoma corruscans* alimentou-se principalmente à noite, apresentando uma variação temporal significativa no consumo das espécies-presa (ANOVA-mr: tempo \times especies-presa, $P < 0,001$).

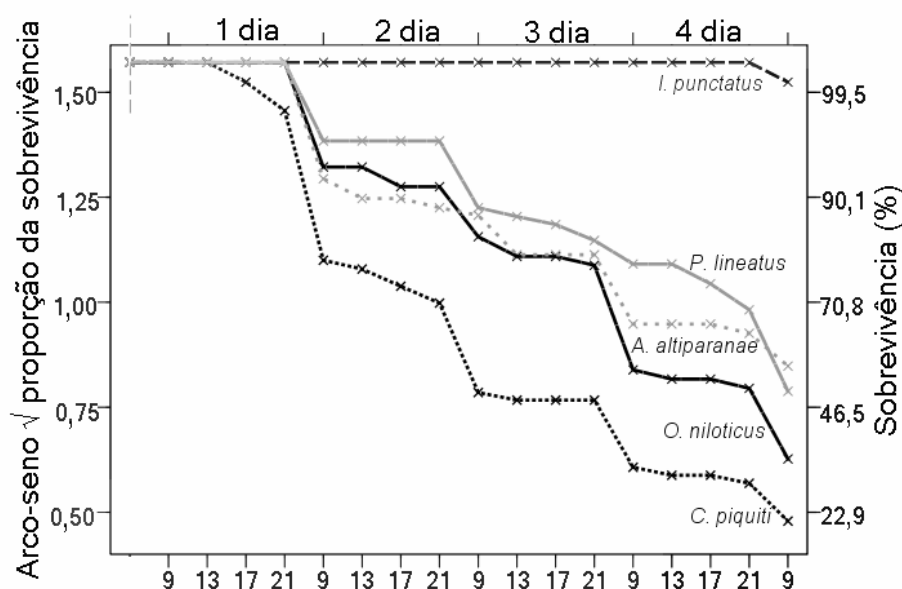


Fig. 2. Variação ao longo do tempo da sobrevivência das espécies-presa na presença de *P. corruscans*. Eixo da esquerda = dados transformados em arco-seno da sobrevivência das espécies-presa; eixo da direita = porcentagem de sobrevivência das presas (escala não linear).

Cichla piquiti foi a presa mais consumida durante todo o experimento, mas à partir do terceiro dia quando sua densidade foi bastante reduzida, *P. corruscans* aumentou sua predação sobre *O. niloticus* (Tabela 1, Fig. 2) e subsequentemente sobre as nativas *A. altiparanae* e *P. lineatus*.

A interação tamanho da presa × complexidade de habitat (ANOVA: $F_{2, 60-101} \leq 1,2$; $P \geq 0,31$, para todas as espécies-presa) não foi diferente significativamente, assim como, o tamanho das presas não foi diferente significativamente entre níveis de complexidade de habitat (ANOVA: $F_{2, 60-101} \leq 2,0$; $P \geq 0,14$, para todas as espécies-presa).

O efeito da predação na estrutura de tamanho das presas consumidas (CT das presas sobreviventes - CT das presas estocadas inicialmente) foi significativo e altamente correlacionado com a sobrevivência das presas (r de Pearson = 0,82; $P < 0,05$; $N = 5$ espécies). A média do tamanho das presas sobreviventes foi significativamente maior para *O. niloticus* (ANOVA: $F_{1, 70} = 31,1$; $P < 0,001$), *A. altiparanae* ($F_{1, 78} = 5,31$, $P = 0,024$), e *P. lineatus* ($F_{1, 78} = 5,31$; $P < 0,001$), porém não foram registradas diferenças significativas para *I. punctatus* ($F_{1, 101} = 0,47$; $P = 0,83$) e para *C. piquiti* ($F_{1, 60} = 3,76$; $P = 0,057$) (Fig. 1b). Desta forma, *P. corruscans* predou, preferencialmente, indivíduos de menor tamanho, um padrão que prevaleceu para a maioria das espécies-presa, exceto para *C. piquiti*, que foi a presa mais consumida com poucos indivíduos sobreviventes, e *I. punctatus*, que foi a presa menos consumida.

Em suma, a sobrevivência de algumas espécies-presa foi intensamente afetada pela presença de *P. corruscans*, que além de preferir presas de menores tamanhos, apresentou uma eficiência predatória predominantemente noturna, independente da complexidade de habitat. As espécies-presa mais consumidas foram as invasoras *C. piquiti* e *O. niloticus*, seguido das nativas *A. altiparanae* e *P. lineatus*. *Ictalurus punctatus* foi a única espécie-presa menos consumida por *P. corruscans* (apenas um indivíduo consumido em todo o experimento).

Características comportamentais

A interação tempo \times complexidade de habitat não foi significativa para os comportamentos do predador no uso de micro-habitat e atividade ($F_{13, 38} = 0,75$; $P = 0,70$ e $F_{7, 20} = 0,87$; $P = 0,54$, respectivamente). O comportamento de uso de micro-habitat e atividade não variaram significativamente ao longo do tempo (ANOVA-mr: $F_{6, 38} = 1,59$; $P = 0,17$ e $F_{3, 20} = 1,34$; $P = 0,29$, respectivamente), assim como, *P. corruscans* não apresentou variações nestes comportamentos com a complexidade de habitat (ANOVA-mr, $F_{2,6} = 1,22$; $P = 0,36$ e $F_{2,6} = 0,87$; $P = 0,47$ respectivamente). *Pseudoplatystoma corruscans* de maneira geral, apresentou hábito alimentar noturno, inativo e ocupando sempre o fundo dos aquários nos horários diurnos (Fig. 2).

Para as presas, o comportamento de uso de micro-habitat na interação predador \times complexidade de habitat foi significativo apenas para *O. niloticus*, que na presença de *P. corrucans* passou a usar mais intensamente a superfície, principalmente, em 0% e 50% de complexidade estrutural de habitat. (Tabela 2). A complexidade de habitat afetou o uso de micro-habitat de *C. piquiti* e *A. altiparanae*. *Cichla piquiti* ocupou preferencialmente a superfície nos tratamentos com 50% e 100% de complexidade de habitat, enquanto *A. altiparanae* ocupou mais a superfície nos tratamentos com 50% de estruturação (Fig. 3). *Ictalurus punctatus* ocupou preferencialmente o fundo dos aquários e *P. lineatus* a coluna d'água e o fundo independentemente da complexidade de habitat. Todas as espécies-presa variaram significativamente o uso de micro-habitat na presença do predador, exceto *I. punctatus*, que ocupou preferencialmente o fundo do aquário (Fig. 3).

Tabela 2. Fatores entre-sujeitos (correções de Huynh-Feldt) da ANOVA-mr das características comportamentais das presas na presença e na ausência de *P. corruscans* sob diferentes complexidades de habitat. Valores em negrito correspondem o nível de significância de F ($P \leq 0,05$).

Medidas de variação	<i>C. piquiti</i>		<i>O. niloticus</i>		<i>I. punctatus</i>		<i>A. altiparanae</i>		<i>P. lineatus</i>	
	η^2	<i>P</i>	η^2	<i>P</i>	η^2	<i>P</i>	η^2	<i>P</i>	η^2	<i>P</i>
USO DE MICRO-HABITAT										
Predador	0,739	0,014	0,490	0,013	0,048	0,490	0,444	0,009	0,519	0,005
Complexidade de habitat	0,507	0,002	0,583	0,011	0,221	0,290	0,394	0,050	0,203	0,290
Predador × Complexidade de habitat	0,364	0,130	0,513	0,027	0,360	0,110	0,184	0,300	0,315	0,120
USO DE REFÚGIO										
Predador	0,844	0,028	0,367	0,200	0,364	0,200	0,527	0,053	0,008	0,880
FORMAÇÃO DE CARDUME										
Predador	0,406	0,035	0,041	0,530	0,085	0,390	0,032	0,520	0,377	0,026
Complexidade de habitat	0,185	0,400	0,634	0,007	0,496	0,046	0,112	0,560	0,467	0,031
Predador × Complexidade de habitat	0,079	0,690	0,174	0,380	0,288	0,220	0,087	0,600	0,182	0,330
ATIVIDADE										
Predador	0,480	0,018	0,014	0,170	0,653	0,001	0,077	0,340	0,010	0,740
Complexidade de habitat	0,233	0,300	0,298	0,710	0,329	0,140	0,143	0,400	0,187	0,320
Predador × Complexidade de habitat	0,023	0,900	0,026	0,880	0,347	0,120	0,143	0,400	0,316	0,120

A presença do predador foi, de modo geral, a principal fonte de explicação na variação do comportamento das presas de acordo com eta-quadrado parcial (Tabela 2). Nos tratamentos com predadores, as presas aumentaram o uso da superfície do aquário, provavelmente como estratégia de evitar a predação, uma vez que *P. corruscans* ocupava preferencialmente o fundo.

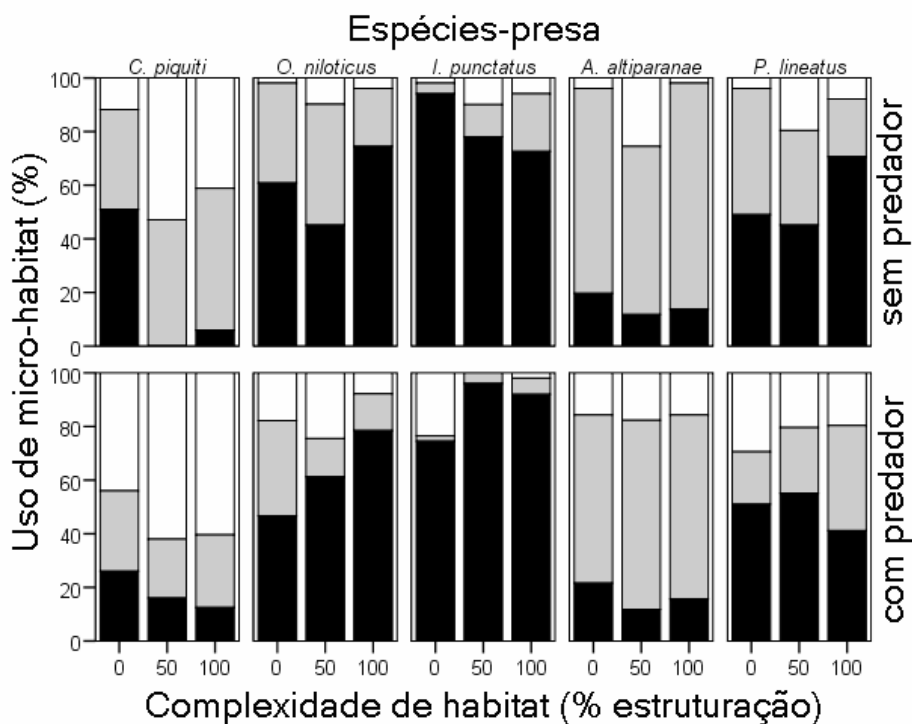


Fig. 3. Percentagem do uso de micro-habitat das espécies-presa na ausência (parte superior) e na presença de *P. corruscans* (parte inferior) sob diferentes níveis de complexidade de habitat.

□ = superfície, ▒ = coluna d'água, ■ = fundo.

A presença do predador afetou significativamente o uso de refúgio apenas de *C. piquiti* e *A. altiparanae* (Tabela 2). *Astyanax altiparanae* aumentou o uso de áreas estruturadas, enquanto *C. piquiti* ocupou, principalmente, áreas desestruturadas na presença do predador (Fig. 4). O uso de refúgio pelas demais espécies-presa não foi afetado significativamente pela presença do predador, com *I. punctatus* e *O. niloticus* ocupando, preferencialmente, áreas estruturadas e *P. lineatus* ocupando tanto áreas estruturadas quanto desestruturadas (Fig. 4).

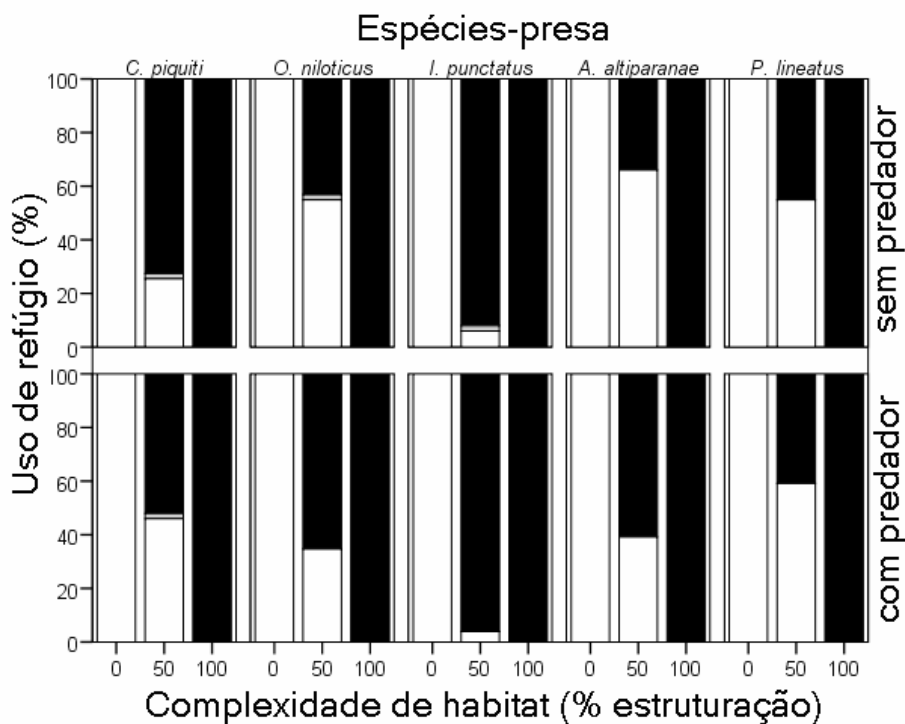


Fig. 4. Percentagem do uso de refúgio das espécies-presa na ausência (parte superior) e na presença de *P. corruscans* (parte inferior) sob diferentes níveis de complexidade de habitat. □ = não abrigado; ◻ = parcialmente abrigado; ■ = abrigado.

A interação predador \times complexidade de habitat não foi significativa, para o comportamento de formar cardume, para todas espécies-presa. A complexidade de habitat afetou significativamente o comportamento de formar cardume de algumas espécies-presa (Tabela 2). *Oreochromis niloticus* e *P. lineatus* formavam cardume, enquanto *I. punctatus* apresentou um comportamento mais disperso nos tratamentos com 50% e 100% de complexidade de habitat (Fig. 5).

Pseudoplatystoma corruscans influenciou o comportamento de formar cardume de *C. piquiti* e *P. lineatus* (Tabela 2). *Cichla piquiti* variou de um comportamento agregado para disperso na presença do predador, enquanto *P. lineatus* apresentou o padrão contrário (Fig. 5). O comportamento de formar cardume não foi diferente significativamente para as demais espécies-presa (Tabela 2), com *I. punctatus* e *A. altiparanae* apresentando, de maneira geral,

comportamento agregado, e *O. niloticus* alternando o comportamento entre agregado e disperso (Fig. 5).

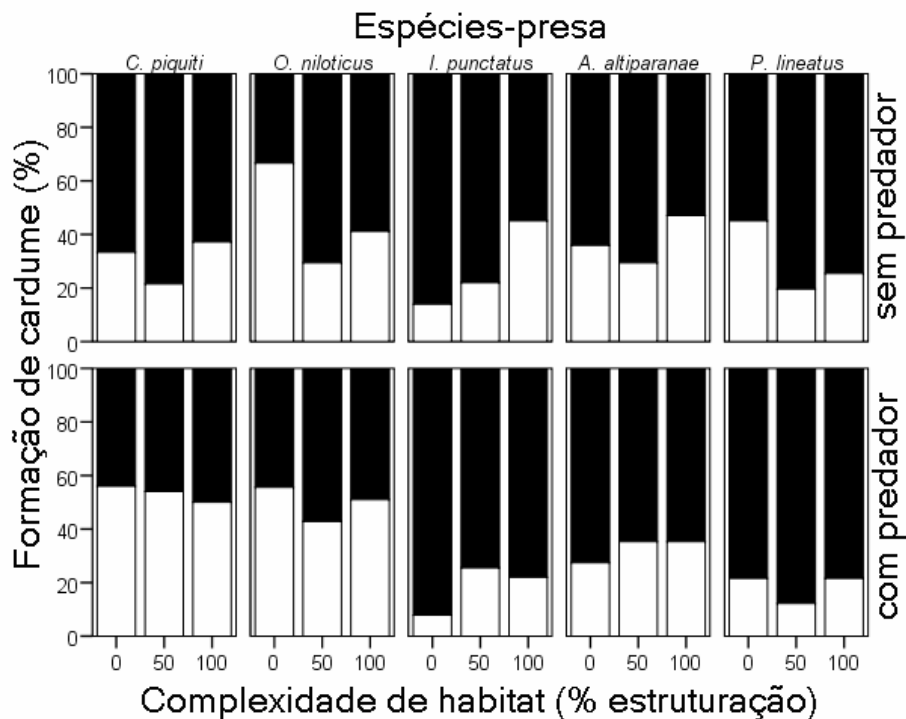


Fig. 5. Percentagem de formação ou não de cardume das espécies-presa na ausência (parte superior) e na presença de *P. corruscans* (parte inferior) sob diferentes níveis de complexidade de habitat. □ = disperso; ■ = agregado.

A interação predador \times complexidade de habitat não foi significativa, para atividade de todas as espécies-presa. A complexidade de habitat não influenciou significativamente a atividade das espécies-presa, com *O. niloticus*, *A. altiparanae* e *P. lineatus* apresentando um comportamento mais ativo e *I. punctatus* e *C. piquiti* um comportamento entre ativo e inativo independente da complexidade de habitat (Fig. 6). *Ictalurus punctatus* e *C. piquiti* foram as únicas espécies-presa que variaram sua atividade na presença de *P. corruscans* (Tabela 2), passando de um comportamento mais ativo à inativo (Fig. 6). De maneira geral, as demais espécies-presas exibiram um comportamento mais ativo independente da presença do predador.

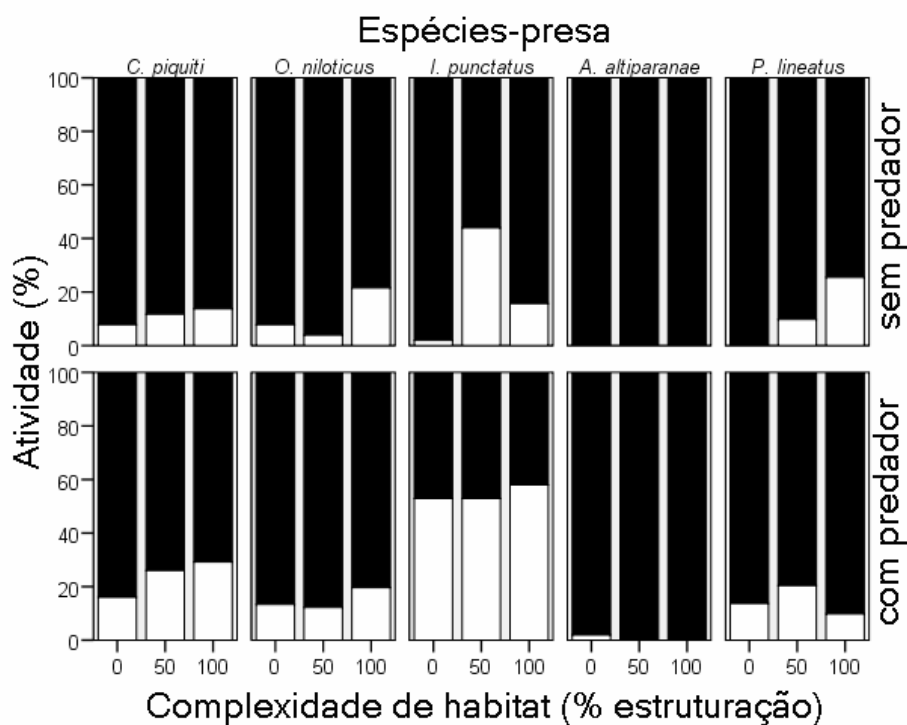


Fig. 6. Percentagem da atividade das espécies-presa na ausência (parte superior) e na presença de *P. corruscans* (parte inferior) sob diferentes níveis de complexidade de habitat. □ = imóvel; ■ = nadando.

Sumarizando, o comportamento das espécies-presa foi mais afetado pela presença do predador do que pela complexidade estrutural de habitat. Foi observado, um elo entre o comportamento e as taxas de sobrevivências de algumas espécies-presa. *Cichla piquiti*, que foi a espécie-presa mais consumida por *P. corruscans*, foi também a espécie que mais variou seu comportamento na presença do predador. Por outro lado, *I. punctatus* que foi a espécie-presa menos consumida, apresentou um comportamento praticamente inalterado na presença do predador, além de apresentar um conjunto de características comportamentais diferente das demais espécies-presa.

Discussão

Embora a vulnerabilidade à predação por *P. corruscans* tenha variado fortemente entre espécies-presa, a complexidade de habitat, aparentemente, não influenciou na seletividade e nas taxas de consumo das presas por este predador. Corroborando com estudos de campo prévios (Marques 2003), *P. corruscans* exibiu um hábito alimentar predominantemente noturno. Assim como muitos bagres, este predador raramente depende da acuidade visual para se alimentar, utilizando barbilhões sensoriais na busca e captura de alimentos à noite ou em águas turvas (Mateus & Petreire 2004). Desta maneira, a atividade alimentar noturna associada aos mecanismos sensoriais de *P. corruscans* explicariam a baixa importância do nível de complexidade de habitat para a seletividade e o consumo de presas.

A vulnerabilidade à predação por *P. corruscans* foi altamente variável entre espécies-presa (*C. piquiti* > *O. niloticus* > *A. altiparanae* > *P. lineatus* > *I. punctatus*), e algumas características comportamentais e morfológicas das presas poderiam explicar estes padrões diferenciados de predação, uma vez que *P. corruscans* preferiu, em geral, se alimentar de presas de menores tamanhos e que não formavam cardume. De acordo com Gill (2002), quando a disponibilidade de diferentes espécies-presas é relativamente igual, presas de menor tamanho podem ser mais energeticamente proveitosas do que presas maiores, uma vez que os predadores tendem a alocar menos tempo ou energia na procura, captura e manipulação (*handling time*) de presas pequenas, diminuindo, assim, sua vulnerabilidade à predadores de maior porte ou cleptoparasitas. Embora a espécie invasora *C. piquiti* e a nativa *A. altiparanae* tenham sido as presas de menor tamanho disponíveis nos experimentos, apenas a primeira espécie-presa foi mais consumida, sugerindo que outros fatores de ordem comportamental possam ter contribuído para os resultados encontrados.

O agrupamento em cardumes é uma estratégia adotada pelas presas para confundir predador, aumentando sua dificuldade de discernimento de um dado indivíduo em separado,

retardando o início do ataque e reduzindo sua efetividade predatória. Além disso, numerosas presas atentas à predação são mais eficientes em detectar e evitar predadores que indivíduos isolados (Shaw 1978; Krause et al. 2002; Carvalho et al. 2007). No presente trabalho, portanto, o agrupamento em cardumes exibido pelas presas menos consumidas (*A. altiparanae*, *P. lineatus* e *I. punctatus*), pode ter contribuído para a redução de sua vulnerabilidade à predação por juvenis de *P. corruscans*, quando comparado às espécies-presa que não formavam cardume, como o caso de *C. piquiti* e as que apresentavam um comportamento híbrido de se agregar e dispersar, como *O. niloticus*.

Cichla piquiti também foi a única presa que apresentou um conjunto de características comportamentais diferente das demais espécies-presa. Esta espécie se manteve inativa e dispersa ocupando, preferencialmente, a superfície e áreas desestruturadas na presença de *P. corruscans*. Tal padrão se assemelha aos resultados reportados por Savino & Stein (1982), que observaram maior vulnerabilidade do bluegill *Lepomis macrochirus* à predação por *Micropterus salmoides*, quando se apresentavam dispersos, imóveis e ocupando a superfície de áreas menos estruturadas. Apesar de terem ocupado preferencialmente áreas de superfície do aquário, mantendo-se totalmente ou parcialmente dispersas, *C. piquiti* e *O. niloticus* se diferenciaram em outras características comportamentais, com a segunda espécie, por exemplo, ocupando, preferencialmente, áreas estruturadas e sendo mais ativa na presença do predador. Desta maneira, apesar de *C. piquiti* apresentar menor tamanho entre as espécies-presa e características comportamentais peculiares, já mencionadas anteriormente, justificando seu elevado consumo por *P. corruscans*, o mesmo padrão não pode ser aplicado a *O. niloticus*, pelo fato desta espécie apresentar muitas características similares às espécies-presa menos predadas.

Outro fator que pode ter influenciado os resultados encontrados é o ritmo circadiano, que poderia explicar a seletividade de *P. corruscans* por algumas espécies-presa. Com exceção do

predador e da espécie-presa invasora *I. punctatus*, as demais presas apresentam hábito diurno, o que poderia aumentar a vulnerabilidade de algumas espécies-presa à predação por *P. corruscans* durante à noite. Os ciclídeos foram, provavelmente, as presas mais inativas no período noturno, uma vez que a maioria destas espécies permanece completamente imóvel à noite, deitando-se diretamente no fundo de lagos ou apoiando-se contra estruturas submersas (Lowe-McConnell 1991). Isso poderia explicar, ao menos em parte, o elevado consumo dos ciclídeos *C. piquiti* e *O. niloticus* por *P. corruscans*.

Por outro lado, o hábito noturno de *I. punctatus*, junto com suas características morfológicas peculiares, poderia ter reduzido sua vulnerabilidade à *P. corruscans*, quando comparada às demais espécies-presa. *Ictalurus punctatus*, além de ter apresentado um maior tamanho relativo em relação às demais presas, o que poderia ter resultado em um menor consumo por possíveis limitações físicas do aparato bucal do predador, possui poderosos espinhos ósseos nas nadadeiras dorsal e peitoral que poderiam ter funcionado como mecanismos de defesa adicionais contra a predação. Segundo Fine & Ladich (2003) os espinhos de *I. punctatus* são os principais agentes causadores de danos, e até mesmo de morte, de alguns predadores da região temperada.

Em suma, o conjunto de características comportamentais e morfológicas das espécies-presa, parece exercer uma função importante na predação seletiva exibida por *P. corruscans*, além de, explicar particularmente o elevado e reduzido consumo (quase nulo) de *C. piquiti* e *I. punctatus*, respectivamente. Apesar de sua virtual ineficiência no controle das populações de *I. punctatus*, *P. corruscans*, é porém, um candidato promissor para limitar a dispersão e a densidade demográfica de algumas espécies de ciclídeos invasores, principalmente de *C. piquiti* e *O. niloticus* na Bacia do Rio Paraná. Estas duas espécies invasoras, são abundantes, principalmente, em habitats lânticos e estruturalmente complexos do Rio Paraná (ex. regiões

litorâneas de reservatórios ou lagoas marginais), ambientes que, além de favorecerem o cuidado bi-parental destas espécies, oferecem abrigos em decorrência da vegetação submersa.

Cichla piquiti e *O. niloticus* apesar de serem espécies com estratégias eficientes contra alguns predadores visuais diurnos, suas histórias de vida parecem ser ineficientes contra um piscívoro noturno, como o caso de *P. corruscans*. Este predador, além de ter potencial de consumo destas presas independente do nível de complexidade de habitat, é esperado que sua eficiência predatória seja ainda mais favorecida, devido o cuidado parental reduzido ou até mesmo nulo, destas espécies-presa durante à noite. Especula-se, assim, um elevado consumo de *P. corruscans* por *C. piquiti* e *O. niloticus* nos ecossistemas naturais da Bacia do Rio Paraná, em reflexo dos padrões observados nos experimentos em microcosmos.

Desta maneira, algumas medidas de manejo visando aumentar as populações de *P. corruscans*, poderiam ser uma grande oportunidade de testar os resultados do presente trabalho em larga escala (Lodge et al. 1998). Não obstante, sugerimos que, possibilidades de consequências inesperadas não devem ser descartadas, além da necessidade de cautela e de estudos adicionais sobre a relação custo-benefício, antes da aplicação, na prática, de medidas preventivas para o controle de introduções e de translocações de peixes (Moyle & Light 1996).

Agradecimentos

Ao CNPq - Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (bolsa SWE processo n. 210199/2006-7; Edital Universal, processo n. 478541/2004-0 e bolsa CTHIDRO, processo n. 142572/2004-7, concedida a A.F.G.N. Santos); ao Programme Alban of the European Union (bolsa concedida a L.N. Santos); ao Catalan Government Distinction Award for University Research 2004 (concedido a E. García-Berthou), pelo auxílio financeiro, e aos

Drs. A.A. Agostinho, A. Bialecki e H.F. Júlio Junior do NUPELIA, pela disponibilidade de infra-estrutura para realização dos experimentos em Porto Rico –PR, Brasil.

Referências

- Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Suzuki, H. I. & Júlio Jr., H. F.** 2003. Migratory fishes of the upper Parana River basin, Brazil. In: *Migratory fishes of South America: biology, fisheries and conservation status* (Ed by Carolsfeld, J., Harvey, B., Ross, C. & Baer, A.), pp. 19–98. Victoria: World Fisheries Trust.
- Agostinho, A. A., Pelicice, F. M. & Júlio Jr., H. F.** 2006. Biodiversidade e introdução de espécies de peixes: unidades de conservação. In: *Unidades de conservação: ações para valorização da biodiversidade* (Ed by João, B. C., Márcia, G. P. T. & Carolina, R. C. M.), pp. 95–119, Curitiba – PR: Instituto Ambiental do Paraná.
- Agostinho, A. A., Pelicice, F.M., Petry, A. C., Gomes, L. C. & Júlio Jr., H. F.** 2007. Fish diversity in the upper Paraná River basin: habitats, fisheries, management and conservation. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, **10**, 174–186.
- Alcaraz, C., Bisazza, A. & García-Berthou, E.** 2008. Salinity mediates the competitive interactions between invasive mosquitofish and an endangered fish. *Oecologia*, **155**, 205–213.
- Balirwa, J. S., Chapman, C. A., Chapman, L. J., Cowx, I. G., Geheb, K., Kaufman, L., Lowe-McConnell, R. H., Seehausen, O., Wanink, J. H., Welcomme, R. L. & Witte, F.** 2003. Biodiversity and fishery sustainability in the Lake Victoria Basin: an unexpected marriage? *Bioscience* **53**, 703-715.
- Carvalho, D. C, Corneta, C. M. & Uieda, V. S.** 2007. Scholling behavior of *Mugil curema* (Perciformes: Mugilidae) in na estuary in southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, **5**, 1, 81-83.

- Clavero, M. & García-Berthou, E.** 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**, 110.
- Fine, M. L. & Ladich, F.** 2003. Sound production, spine locking and related adaptations. In: *Catfishes* (Ed by Kapoor, B. G., Arratia, G., Chardon, M. & Diogo, M.), pp. 248–290. Enfield: Science Publishers.
- García-Berthou, E.** 2007. The characteristics of invasive fishes: what has been learned so far? *Journal of Fish Biology*, **71**, Supplement D, 1–23.
- Gill, A. B.** 2002. The dynamics of prey choice in fish: the importance of prey size and satiation. *Journal of Fish Biology* **63**, 105–116.
- Krause, J., Hensor, E. M. A. & Ruxton, G. D.** 2002. Fish as prey. In: *Fish biology and Fisheries* (In: Hart, P. J. B. & Reynolds, J. D.), pp. 284-297. Blackwell Publishing.
- Latini, A. O. & Petrere, Jr., M.** 2004. Reduction of a native fish fauna by alien species: an example from Brazilian freshwater tropical lakes. *Fisheries Management and Ecology*, **11**, 71-79.
- Lodge, D. M., Stein, R. A., Brown, K. M., Covich, A. P., Brönmark, C., Garvey, J.E. & Klosiewski, S. P.** 1998. Predicting impact of freshwater exotic species on native biodiversity: challenges in spatial scaling. *Australian Journal of Ecology*, **23**: 53-67.
- Lowe-McConnell, R. L.** 1991. Ecology of cichlids in south american and african water, excluding the African great lakes. In: *Cichlid fishes: behaviour, ecology and evolution* (Ed. by Keenleyside, M. H. A.), pp. 60-85. London: Chapman and Hall.
- Marques, E. E.** 1993. Biologia reprodutiva, alimentação natural e dinâmica da nutrição do pintado, *Pseudoplatystoma coruscans* (Agassiz, 1829) (Osteichthyes, Pimelodidae) no alto rio Paraná. Dissertação, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR.

- Mateus, L. A. & Petrere Jr., M.** 2004. Age Growth and yield per recruit analysis of the pintado *Pseudoplatystoma corruscans* (Agassiz 1829) in the Cuiabá river basin, Pantanal Matogrossense, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, **63**, 2, 257-264.
- Moyle P.B. & Light T.** 1996. Biological invasions of fresh water: empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation*, **78**: 149-161.
- Santos, G. B. & Formagio, O. S.** 2000. Estrutura da ictiofauna dos reservatórios do rio Grande com ênfase no estabelecimento de peixes exóticos. *Informe Agropecuário*, **203**, 98-106.
- Saunders, D. L., Meeuwig, J. J. & Vincent, A. C. J.** 2002. Freshwater protected areas: strategies for conservation. *Conservation Biology* **16**,30–41.
- Savino, J. F. & Stein, R. A.** 1982. Predator-prey interaction between largemouth bass and bluegills as influenced by simulated, submersed vegetation. *Transactions of the American Fisheries Society*, **111**, 255–266.
- Shaw, E.** 1978. Schooling Fishes. *American Scientist*, **66**, 2, 166-175.
- Simberloff, D.** 2003. How much information of population biology is need to manage introduced species? *Conservation Biology*, **17**, 83–92.
- Strong, D. & Pemberton, R. W.** 2000. Biological control of invading species-risk and reform. *Science*, **288**, 1969-1970.
- Tabachnick, B. G. & Fidel, L. S.** 2001. Computer assisted research design and analysis. Boston: Allyn & Bacon.
- Thomaz, S. M. & Bini, L. M.** 2003. Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas. Maringá, Brasil: Eduem.
- Welcomme, R. L.** 1988. International introductions of inland aquatic species. *FAO Fish. Tech. Paper*, **294**, 1-318.

Wittenberg, R. & Cock, M. J. W. 2001. Invasive alien species. How to address one of the greatest threats to biodiversity: a toolkit of best prevention and management practices. Oxon, UK: Cab International.

Zaret, T. M & Paine, R. T. 1973. Species Introduction in a Tropical Lake - A newly introduced piscivore can produce population changes in a wide range of trophic levels. *Science*, **182**, 449 – 455.