

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

MIRTHA AMANDA ANGULO VALENCIA

**Efeitos das invasões massivas na diversidade funcional, abundância e
distribuição dos peixes na planície de inundação do alto rio Paraná**

Maringá
2020

MIRTHA AMANDA ANGULO VALENCIA

Efeitos das invasões massivas na diversidade funcional, abundância e distribuição dos peixes na planície de inundação do alto 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. Angelo Antônio Agostinho

Coorientador: Prof. Dr. Kirk Owen Winemiller

Maringá
2020

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

A594e

Angulo Valencia, Mirtha Amanda, 1986-

Efeitos das invasões massivas na diversidade funcional, abundância e distribuição dos peixes na planície de inundação do alto rio Paraná / Mirtha Amanda Angulo Valencia. -- Maringá, 2020.

127 f. : il. (algumas color.).

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2020.

Orientador: Prof. Dr. Angelo Antônio Agostinho.

Coorientador: Prof. Dr. Kirk Owen Winemiller.

1. Peixes de água doce - Diversidade funcional - Espécies nativas e não nativas - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Peixes de água doce - Invasões biológicas - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 3. Peixes de água doce - Comunidades, Ecologia de - Diversidade funcional - Espécies nativas e não nativas - Planície de inundação - Alto rio Paraná. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -597.176409816
-597.178209816

MIRTHA AMANDA ANGULO VALENCIA

Efeitos das invasões massivas na diversidade funcional, abundância e distribuição dos peixes na planície de inundação do alto 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. Angelo Antonio Agostinho (Presidente)
Nupélia/ Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Prof.^a Dr.^a Elaine Antoniassi Luiz Kashiwaqui
Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul (UEMS)

Prof. Dr. Mario Luiz Orsi
Universidade Estadual de Londrina (UEL)

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

Prof. Dr. Raffael Marcos Tófoli
Instituto Federal Catarinense (IFC)

Dr.^a Rosa Maria Dias (Suplente)
Universidade Estadual de Maringá (Pós-doutoranda UEM/PEA)

Prof.^a Dr.^a Natália Carneiro Lacerda dos Santos (Suplente)
Universidade do Estado de Santa Catarina (UDESC)

Aprovada em: 29 de maio de 2020.

Local da defesa: Defesa por acesso Remoto (via Google Meet).

Dedico esta tese às mulheres mais fortes e maravilhosas que conheço, minhas irmãs Aurora, Fabiana e Yowdida.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, o Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho por me presentear com a oportunidade de me capacitar ao seu lado. Sou grata pelos ensinamentos, dedicação, paciência, apoio, e infinita nobreza, que são exemplos de excelência e tem sido fatores muito importantes para meu processo de formação.

Ao Prof. Dr. Kirk Owen Winemiller, pelo apoio, gentileza e disposição para a coorientação da tese.

Ao Prof. Luiz Carlos Gomes pela disposição e gentileza para esclarecer dúvidas nas análises estatísticas durante todos esses anos.

Ao Prof. Diego Correa Alves pela disposição, paciência e gentileza para me orientar nas análises estatísticas.

À Dr.^a Rosa Maria Dias pela amizade, apoio e contribuição no trabalho.

Aos meus colegas do laboratório de Ictiologia Rosa, Anielly, Rafaela, Taíse, Livia e Oscar Peláez, pelo apoio, amizade, carinho e momentos compartilhados durante todos esses anos.

À Universidade Estadual de Maringá, instituição pela qual sinto muito respeito e admiração.

A todos os professores e membros do Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais e o Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura pela sua contribuição na minha formação.

A CAPES pela bolsa de estudos.

Os membros da banca Prof.^a Dr.^a Elaine Antoniassi Luiz Kashiwaqui, Prof. Dr. Mario Luiz Orsi, Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes e Prof. Dr. Raffael Marcos Tófoli, pela disposição para avaliar a tese.

A Rosi pela, ajuda, apoio e amizade.

À equipe da secretaria do PEA, Elizabet e Josemara pela ajuda e orientações relacionadas ao curso.

À equipe da Biblioteca Setorial do Nupélia, Maria Salete e João pela amizade, disponibilidade do material e o auxílio na formatação do documento.

Ao Jaime pela confecção dos mapas.

Ao Celso pelo registro fotográfico de cada momento.

Aos meus colegas e amigos da Revista Bioika, Angela, David, Raffael, Rosa, Anielly e Rafaela pelo apoio de boas energias.

À Deus pelo seu amor e cuidado, e por permitir o cumprimento dos meus sonhos.

A meu marido Rafael pelo apoio, amor e companhia.

A minhas irmãs Aurora, Fabiana e Yowdidia pelo amor e apoio incondicional.

À família Valencia, em especial aos meus tios Idália, Albina e Narciso, e os meus primos Neicy, Robin e David, pelo seu apoio e bons desejos.

À família Angulo, em especial a minha prima Sandra e minhas tias Belém e Luz Mila.

Aos meus sogros Vani e Pedro pelos seus bons desejos.

À minha psicóloga Lígia, pela amizade e pela ajuda através dos atendimentos.

À equipe de meditação transcendental, em especial à professora Indra pelo treinamento.

À escola ANAJAYA pela bolsa para as práticas de Yoga que me ajudam a controlar a minha ansiedade, em especial a Fran e Ana Lúcia pelas aulas ministradas.

À todos muito obrigada!

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES).

Sem sonhos, a vida não tem brilho, sem metas, os sonhos não têm alicerces. Sem prioridades, os sonhos não se tornam reais. Sonhe, trace metas, estabeleça prioridades e corra riscos para executar seus sonhos. Melhor é errar por tentar do que errar por omitir!

(Augusto Cury)

Efeitos das invasões massivas na diversidade funcional, abundância e distribuição dos peixes na planície de inundação do alto rio Paraná

RESUMO

A introdução de espécies é considerada um problema para os ecossistemas aquáticos em escala global. Uma vez estabelecidas, as espécies não nativas podem afetar as espécies residentes através de inúmeras interações e modificar a estrutura da comunidade da comunidade local. Tradicionalmente a diversidade taxonômica é usada para entender as interações entre espécies nativas e não nativas, porém a diversidade funcional proporciona ferramentas mais adequadas para detectar mudanças nas comunidades. O objetivo desse estudo foi identificar os impactos decorrentes da coexistência de espécies de peixes nativos e não nativos da planície de inundação do alto rio Paraná, após mais de trinta anos de invasão (numa serie temporal interrompida de 1986 a 2018). Na primeira abordagem, tratou-se da avaliação dos padrões de diversidade funcional das espécies nativas e não nativas ao longo do tempo e em ambientes com diversos graus de regulação por represamentos, assim como da identificação das características funcionais que mais favorecem esses grupos de espécies. Na segunda abordagem, avaliou-se as variações impostas pelas espécies de peixes não nativas sobre suas congêneras nativas através da abundância, distribuição e condição nutricional, ao longo do tempo. A avaliação da diversidade funcional de espécies de peixes nativos e não nativos ao longo do tempo e em *habitats* com diferentes graus de alteração ambiental permitiu-nos inferir potenciais impactos de espécies não nativas sobre as nativas a traves de alterações nos padrões de diversidade funcional, tais como riqueza, divergência e redundância funcional. Ainda, foi observado que a distribuição das características funcionais das espécies de peixes nativas e não nativas da planície teve mudanças ao longo tempo. A análise da coexistência de espécies nativas e não nativas filogeneticamente relacionadas permitiu identificar que algumas espécies como *Ageneiosus militaris*, *Serrasalmus maculatus*, *Schizodon altoparanae* e *Schizodon nasutus*, estão sendo gradualmente substituídas pelas espécies não nativas congêneras. Dado que todas as espécies desempenham funções determinadas em seus *habitats*, a exclusão de qualquer uma das espécies nativas pode ter consequências negativas nos bens e serviços ecossistêmicos.

Palavras-chave: Peixes não nativos. Diversidade funcional. Competição. Coexistência. Substituição. Impactos.

Effects of massive invasions on functional diversity, abundance and distribution of fish of the upper Paraná River floodplain

ABSTRACT

The introduction of species is considered a problem for aquatic ecosystems on a global scale. Once established, non-native species can affect resident species through numerous interactions and modify the community structure of the local community. Traditionally, taxonomic diversity is used to understand the interactions between native and non-native species, but functional diversity provides more adequate tools to detect changes in communities. The objective of this study was to identify the impacts resulting from the coexistence of native and non-native fish species from the upper Paraná River floodplain, after more than thirty years of invasion (in a discontinuous time series from 1986 to 2018). The first approach dealt with the assessment of the functional diversity patterns of native and non-native species over time and in environments with varying degrees of regulation by dams, as well as the identification of the functional characteristics that most favor these groups of species. The second approach, assessed the variations imposed by non-native fish species on their native congeners through abundance, distribution and nutritional condition, over time. The evaluation of the functional diversity of native and non-native fish species over time and in habitats with different degrees of environmental change has allowed us to infer potential impacts of non-native species on native species through changes in functional diversity patterns, such as richness, divergence and functional redundancy. Furthermore, it was observed that the distribution of the functional characteristics of native and non-native fish species in the lowlands has changed over time. The analysis of the coexistence of native and non-native phylogenetically related species allowed to identify that some species such as *Ageneiosus militaris*, *Serrasalmus maculatus*, *Schizodon altoparanae* and *Schizodon nasutus*, are gradually being replaced by congeneric non-native species. Given that all species play determined roles in their habitats, the exclusion of any of the native species can have negative consequences on ecosystem goods and services.

Keywords: Non-native fish. Functional diversity. Competition. Coexistence. Substitution. Impacts.

Tese elaborada e formatada conforme a norma da publicação científica: Hydrobiologia. Disponível em: <https://www.springer.com/journal/10750/>

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	14
REFERÊNCIAS	16
2 PADRÕES DE DIVERSIDADE FUNCIONAL DE ESPÉCIES DE PEIXES NATIVOS E NÃO NATIVOS NUMA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL	26
RESUMO.....	26
ABSTRACT.....	27
2.1 Introdução	28
2.2 Materiais e métodos.....	30
2.2.1 Área de Estudo	30
2.2.2 Coleta dos dados e identificação das espécies.....	31
2.2.3 Classificação dos rios de acordo com o grau de alteração do fluxo	32
2.2.4 Características funcionais	32
2.2.5 Índices de diversidade funcional	33
2.2.6 Análises dos dados	34
2.3 Resultados	35
2.4 Discussão	45
REFERÊNCIAS	50
3 COEXISTÊNCIA E ABUNDÂNCIA DE ESPÉCIES DE PEIXES CONGENÉRICAS NATIVAS E NÃO NATIVAS NA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DO ALTO RIO PARANÁ EFEITOS DE ESPÉCIES DE PEIXES INVASORAS DE ÁGUA DOCE SOBRE SUAS CONGÊNERES NATIVAS	64
RESUMO.....	64
ABSTRACT.....	65
3.1 introdução	66
3.2 Materiais e métodos.....	68
3.2.1 Área de Estudo	68
3.2.2 Coleta dos dados e identificação das espécies de peixes.....	69

3.2.3 Análises dos dados	70
3.3 Resultados	72
3.4 Discussão	81
REFERÊNCIAS	83
4 CONSIDERAÇÕES FINAIS	93
APÊNDICE A - Lista de espécies de peixes nativos e não nativos e seus traços funcionais. 94	
REFERÊNCIAS	103
APÊNDICE B - Estimativas dos coeficientes lineares, dos índices de diversidade funcional considerando os ambientes, as décadas e a interação (ambiente*década).	120
APÊNDICE C - Resultados do RLQ para espécies nativas e não nativas. Porcentagem de inércia para cada eixo e autovalores.	122
APÊNDICE D - Resumo das variáveis temporais e espaciais, os traços funcionais e as espécies associadas positiva e negativamente na análise de espécies nativas e não nativas do RLQ.	122

1 INTRODUÇÃO GERAL

A introdução de espécies é considerada um problema para os ecossistemas aquáticos em escala global e juntamente com as mudanças hidrológicas, são reconhecidas como as maiores ameaças à biodiversidade de água doce (Rahel, 2007; Johnson et al., 2008; Gois et al., 2015). A introdução de peixes em ecossistemas de água doce é um processo associado a escapes decorrentes de atividades de piscicultura (Orsi & Agostinho, 1999; Casimiro et al., 2018), a pesca esportiva com iscas vivas (Orsi & Britton, 2014; Banha & Anastácio, 2015), aos programas de estocagem e solturas deliberadas (Clavero et al., 2013; Pelicice et al., 2017), e a transposição de água entre bacias hidrográficas (Garcia et al., 2015).

Espécies introduzidas têm seu estabelecimento e dispersão facilitadas pelos represamentos (Johnson et al., 2008; Liew et al., 2016). A bacia do rio Paraná é um bom exemplo da relação entre a construção de barragens e a introdução de espécies de peixes não nativas. O Salto Sete Quedas no rio Paraná, constituía uma barreira geográfica que separava duas comunidades ictiofaunísticas distintas, a do Alto Paraná e o Médio Paraná (Bonetto, 1986; Abell et al., 2008). No final de 1982, com a construção da barragem de Itaipu, esta barreira natural foi inundada e conseqüentemente eliminada. Como resultado, muitas espécies de peixes exclusivas do trecho médio e baixo do rio Paraná, confinadas entre a barragem e esse acidente geográfico, tiveram acesso aos trechos superiores, colonizando o Alto Paraná. Mais tarde, após o início da operação do canal de transposição de peixes (Canal de Piracema), construído junto a barragem, novas espécies ganharam acesso ao trecho superior (Agostinho et al., 1994; Júlio Jr et al., 2009; Vitule et al., 2012).

Uma espécie não nativa capaz de sobreviver, reproduzir e dispersar no novo ambiente pode ser considerada estabelecida (Colautti & MacIsaac, 2004; Alpert, 2006; Sampaio & Schmidt, 2013). Contudo, há casos que as espécies não nativas, permanecem em estado de latência (a reprodução e a dispersão são ineficientes), e, esta situação que pode durar anos ou décadas (Agostinho et al., 2007; Darrigran, 2009; Sampaio & Schmidt, 2013). Entre os fatores que facilitam o processo de estabelecimento de espécies não nativas, se destaca a pressão de propágulo, que leva em consideração o número de indivíduos introduzidos e a frequência com que chegam no ambiente foco. Assim, quanto maior a intensidade desse fatores, maiores são as chances da espécie efetivamente se estabelecer (Lockwood et al., 2005; Sampaio & Schmidt, 2013; Colautti et al., 2014). O sucesso de uma espécie não nativa também é determinado por sua capacidade de tolerar e superar as várias pressões do novo ambiente

(Agostinho et al., 2015), incluindo a influência dos fatores abióticos e as interações bióticas, como competição e predação (MacNeil & Prenter, 2000; Pereira et al., 2015)

Uma vez estabelecidas, as espécies não nativas podem afetar a comunidade residente através de inúmeras interações como predação (Bampfylde & Lewis, 2007; Yonekura et al., 2007), competição por recursos (Blanchet et al., 2007), alteração da estrutura do habitat (McDowall, 2006), transmissão de novas doenças (Gozlan et al., 2006), hibridização (D'Amato et al., 2007), alterações a nível genético e impactos sobre as funções e serviços ecossistêmicos (Cucherousset & Olden, 2011). Como resultado, as espécies não nativas modificam a estrutura da comunidade silvestre, através da exclusão de espécies nativas (Espínola & Júlio Junior, 2007), a substituição de espécies nativas por não nativas e, conseqüentemente, a homogeneização biótica (Mack et al., 2000).

Existe uma grande variedade de estudos direcionados à identificação de fatores ou características funcionais que facilitam os processos introdução, estabelecimento e dispersão de espécies não nativas (Olden et al., 2006; García-Berthou, 2007; Ribeiro et al., 2008; Santos et al., 2011; Grabowska & Przybylski, 2015). No entanto, outros estudos têm focado na identificação dos impactos das espécies não nativas sobre as nativas, seja através da avaliação de padrões de diversidade funcional (Colin et al., 2018; Shuai et al., 2018), de alterações na abundância e distribuição (Agostinho & Júlio Jr, 2002; Agostinho et al., 2003), ou através da coexistência de espécies filogeneticamente relacionadas (Alves et al., 2017; Pereira et al., 2017a; Rodrigues et al., 2018). Apesar de ser mais comum o uso da diversidade taxonômica para entender as relações entre espécies nativas e não nativas (Zhao et al., 2019), a diversidade funcional proporciona ferramentas mais adequadas para detectar mudanças nas comunidades (Hillebrand & Matthiessen, 2009; Colin et al., 2018; Zhao et al., 2019).

Nesse contexto, procuramos identificar os impactos decorrentes da coexistência de espécies nativas e não nativas da planície de inundação do alto rio Paraná, após mais de trinta anos de invasão (numa série temporal interrompida de 1986 a 2018). O primeiro capítulo, trata da avaliação dos padrões de diversidade funcional das espécies nativas e não nativas da planície do alto rio Paraná ao longo do tempo, e em ambientes com diversos graus de regulação por represamentos, assim como da identificação das características funcionais que mais favorecem esses grupos de espécies. O segundo capítulo, avalia as variações impostas pelas espécies de peixes não nativas sobre suas congêneras nativas através da abundância, distribuição e condição nutricional, ao longo do tempo. Dada a importância dos atributos

funcionais que facilitam a colonização e estabelecimento de espécies não nativas em um novo ambiente, este estudo pode auxiliar o entendimento dos padrões que tornam as espécies nativas mais ou menos vulneráveis às espécies não nativas.

REFERÊNCIAS

- Abell, R., M. L. Thieme, C. Revenga, M. Bryer, M. Kottelat, N. Bogutskaya, B. Coad, N. Mandrak, S. C. Balderas, W. Bussing, M. L. J. Stiassny, P. Skelton, G. R. Allen, P. Unmack, A. Naseka, R. Ng, N. Sindorf, J. Robertson, E. Armijo, J. V. Higgins, T. J. Heibel, E. Wikramanayake, D. Olson, H. L. López, R. E. Reis, J. G. Lundberg, M. H. S. Pérez, & P. Petry, 2008. Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience* 58: 403–414, <https://academic.oup.com/bioscience/article/58/5/403/234819>.
- Abrams, P., 1983. The theory of limiting similarity. *Annual review of ecology and systematics*. Vol. 14 14: 359–376.
- Abujanra, F., A. Agostinho, & N. Hahn, 2009. Effects of the flood regime on the body condition of fish of different trophic guilds in the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 69: 469–479.
- Agostinho, A. A., L. C. Gomes, & F. M. Pelicice, 2007. *Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil*. Eduem, Maringá.
- Agostinho, A. A., L. C. Gomes, N. C. L. Santos, J. C. G. Ortega, & F. M. Pelicice, 2016. Fish assemblages in Neotropical reservoirs: Colonization patterns, impacts and management. *Fisheries Research Elsevier B.V.* 173: 26–36, <http://dx.doi.org/10.1016/j.fishres.2015.04.006>.
- Agostinho, A. A., H. F. Julio Jr, & M. Petrere Jr, 1994. Itaipu Reservoir (Brazil) : Impacts of the Impoundment on the Fish Fauna and Fisheries In Cowx, I. G. (ed), *Rehabilitation of Freshwater Fisheries*. Inglaterra: 117–184.
- Agostinho, A. A., H. I. Suzuki, R. Fugi, D. C. Alves, L. H. Tonella, & L. A. Espindola, 2015. Ecological and life history traits of *Hemiodus orthonops* in the invasion process: looking for clues at home. *Hydrobiologia* 746: 415–430.
- Agostinho, A. A., S. M. Thomaz, & L. C. Gomes, 2005. Conservation of the Biodiversity of Brazil's Inland Waters. *Conservation Biology* 19: 646–652.
- Agostinho, A. A., S. M. Thomaz, C. V. Minte-Vera, & K. O. Winemiller, 2000. Biodiversity in the High Parana River In Gopal, W. J. J., & J. A. Davis (eds), *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden: 89–118.
- Agostinho, A., F. Pelicice, & L. Gomes, 2008. Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Brazilian Journal of Biology* 68: 1119–1132.
- Agostinho, C. S., N. S. Hahn, & E. E. Marques, 2003. Patterns of food resource use by two congeneric species of piranhas (*Serrasalmus*) on the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia* 63: 177–182.
- Agostinho, C. S., & H. F. Júlio Jr, 2002. Observation of an invasion of the piranha *Serrasalmus marginatus* Valenciennes, 1847 (Osteichthyes, Serrasalminidae) into the Upper Paraná River, Brazil. *Acta Scientiarum - Biological and Health Sciences* 24: 391–395.

- Ahlroth, P., R. V. Alatalo, A. Holopainen, T. Kumpulainen, & J. Suhonen, 2003. Founder population size and number of source populations enhance colonization success in waterstriders. *Oecologia* 137: 617–620.
- Allen, C. R., K. T. Nemeck, D. A. Wardwell, J. D. Hoffman, M. Brust, K. L. Decker, D. Fogell, J. Hogue, A. Lotz, T. Miller, M. Pummill, L. E. Ramirez-Yañez, & D. R. Uden, 2013. Predictors of regional establishment success and spread of introduced non-indigenous vertebrates. *Global Ecology and Biogeography* 22: 889–899.
- Alpert, P., 2006. The advantages and disadvantages of being introduced. *Biological Invasions* 8: 1523–1534.
- Alves, G. H. Z., V. M. Cionek, G. I. Manetta, L. H. R. Pazianoto, & E. Benedito, 2020. Stable isotopes reveal niche segregation between native and non-native *Hoplias* in a Neotropical floodplain. *Freshwater Fish* 1–9.
- Alves, G. H. Z., B. R. S. Figueiredo, G. I. Manetta, P. A. Sacramento, R. M. Tófoli, & E. Benedito, 2017. Trophic segregation underlies the coexistence of two piranha species after the removal of a geographic barrier. *Hydrobiologia* 797: 57–68.
- Balassa, G. C., R. Fugui, N. S. Hahn, & A. B. Galina, 2004. Dieta de espécies de *Anostomidae* (Teleostei, Characiformes) na área de influência do reservatório de Manso, Mato Grosso, Brasil. *Iheringia. Série Zoologia* 94: 77–82.
- Bampfyld, C. J., & M. A. Lewis, 2007. Biological control through intraguild predation: Case studies in pest control, invasive species and range expansion. *Bulletin of Mathematical Biology*. .
- Banha, F., & P. M. Anastácio, 2015. Live bait capture and crayfish trapping as potential vectors for freshwater invasive fauna. *Limnologica Elsevier GmbH*. 51: 63–69, <http://dx.doi.org/10.1016/j.limno.2014.12.006>.
- Baumgartner, M. T., A. G. de Oliveira, A. A. Agostinho, & L. C. Gomes, 2018. Fish functional diversity responses following flood pulses in the upper Paraná River floodplain. *Ecology of Freshwater Fish* 1–10.
- Blanchet, S., G. Loot, G. Grenouillet, & S. Brosse, 2007. Competitive interactions between native and exotic salmonids: A combined field and laboratory demonstration. *Ecology of Freshwater Fish* 16: 133–143.
- Bøhn, T., & P. A. Amundsen, 2001. The competitive edge of an invading specialist. *Ecology* 82: 2150–2163.
- Bøhn, T., P. A. Amundsen, & A. Sparrow, 2008. Competitive exclusion after invasion?. *Biological Invasions* 10: 359–368.
- Bonetto, A. A., 1986. The Parana River system In Davies, B. R., & K. F. Walker (eds), *The Ecology of River Systems. Monographiae Biologicae*. Dr. Junk, Dordrecht: 541–589.
- Botta-Dukát, Z., 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16: 533–540.
- Cao, X., L. Chai, D. Jiang, J. Wang, Y. Liu, & Y. uang, 2018. Loss of biodiversity alters ecosystem function in freshwater streams: potential evidence from benthic macroinvertebrates. *Ecosphere* 9: e02445.
- Carey, M. P., & D. H. Wahl, 2010. Native fish diversity alters the effects of an invasive

species on food webs. *Ecology* 91: 2965–2974.

Casimiro, A. C. R., D. A. Z. Garcia, A. D. A. Costa, J. R. Britton, & M. L. Orsi, 2017. Impoundments facilitate a biological invasion: Dispersal and establishment of non-native armoured catfish *Loricariichthys platymetopon* (Isbrückler & Nijssen, 1979) in a neotropical river. *Limnologia Elsevier GmbH*. 62: 34–37, <http://dx.doi.org/10.1016/j.limno.2016.11.001>.

Casimiro, C. A. R., D. A. Z. Garcia, A. P. Vidotto-magnoni, J. R. Britton, A. A. Agostinho, F. S. De Almeida, & M. L. Orsi, 2018. Escapes of non-native fish from flooded aquaculture facilities: the case of Paranapanema River, southern Brazil. *Zoologia* 4689: 2011–2016.

Charles Darwin, 1859. *On the Origin of Species*. J. Murray, London.

Cianciaruso, M. V., I. A. Silva, & M. A. Batalha, 2009. Diversidades filogenética e funcional: Novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica* 9: 93–103.

Clavero, M., V. Hermoso, E. Aparicio, & F. N. Godinho, 2013. Biodiversity in heavily modified waterbodies: Native and introduced fish in Iberian reservoirs. *Freshwater Biology* 58: 1190–1201.

Cleveland, A., 1994. Nest Site Habitat Preference and Competition in *Gasterosteus aculeatus* and *G. wheatlandi*. *Copeia* 3: 698–704.

Colautti, R. I., & H. J. MacIsaac, 2004. A neutral terminology to define ‘invasive’ species. *Diversity and Distributions* 10: 135–141.

Colautti, R. I., J. D. Parker, M. W. Cadotte, P. Pyšek, C. S. Brown, D. F. Sax, & D. M. Richardson, 2014. Quantifying the invasiveness of species. *NeoBiota* 27: 7–27.

Colin, N., S. Villéger, M. Wilkes, A. De Sostoa, & A. Maceda-veiga, 2018. Functional diversity measures revealed impacts of non-native species and habitat degradation on species-poor freshwater fish assemblages. *Science of the Total Environment Elsevier B.V.* 625: 861–871, <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.12.316>.

Córdova-Tapia, F., & L. Zambrano, 2015. La diversidad funcional en la ecología de comunidades F. *Ecosistemas revista científica de ecología y medio ambiente* 24: 78–87.

Cornwell, W. K., D. W. Schilck, & D. D. Ackerly, 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 86: 1465–1471.

Cucherousset, J., & J. D. Olden, 2011. Ecological impacts of Non-Native freshwater fishes. *Fisheries* 36: 215–230.

D’Amato, M. E., M. M. Esterhuysen, B. C. W. Van Der Waal, D. Brink, & F. A. M. Volckaert, 2007. Hybridization and phylogeography of the Mozambique tilapia *Oreochromis mossambicus* in southern Africa evidenced by mitochondrial and microsatellite DNA genotyping. *Conservation Genetics* 8: 475–488.

Darrigran, J. O., 2009. Governabilidade dos recursos hídricos e as bioinvasões In Damborenea, D. G. & C. (ed), *Introdução a biologia das invasões. O mexilhão dourado na América do Sul: biologia, dispersão, impacto, prevenção e controle.* : 141–154.

Diehl, S., & P. Eklov, 1995. Effects of piscivore-mediated habitat use on resources, diet, and growth of perch. *Ecology* 76: 1712–1726.

Dray, S., P. Choler, S. Dolédec, P. R. Peres-Neto, W. Thuiller, S. Pavoine, & C. J. F. Ter Braak, 2014. Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses

to environmental variation. *Ecology* 95: 14–21.

Elton, C. S., 1958. *The ecology of invasions by plants and animals*. Methuen, London.

Espínola, L. A., & H. F. Júlio Junior, 2007. Espécies invasoras: concertos, modelos e atributos. *Interciencia* 32: 580–585.

Fitzgerald, D. B., M. Tobler, & K. O. Winemiller, 2016. From richer to poorer: successful invasion by freshwater fishes depends on species richness of donor and recipient basins. *Global change biology* 22: 2440–2450.

Flynn, D. F. B., N. Molinari, B. B. Lin, & M. M. Mayfield, 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* 12: 22–33.

Fridley, J. D., J. J. Stachowicz, S. Naeem, D. F. Sax, E. W. Seabloom, M. D. Smith, & T. J. Stohlgren, 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *The Ecological Society of America* 88: 3–17.

Froese, R., 2006. Cube law, condition factor and weight-length relationships: History, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology* 22: 241–253.

Froese, R., & D. Pauly, 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. , www.fishbase.org.

Gamfeldt, L., H. Hillebrand, & P. R. Jonsson, 2008. Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology* 89: 1223–1231.

García-Berthou, E., 2007. The characteristics of invasive fishes: What has been learned so far?. *Journal of Fish Biology* 71: 33–55.

Garcia, D. A. Z., M. C. Hernandez, Â. T. Silva-Souza, & M. L. Orsi, 2015. Establishment of non-native predator (Pisces, Erythrinidae) in a tributary of the Upper Paraná River basin, south Brazil. *Neotropical Biology and Conservation* 10: 177–181.

Gause, G. F., 1934. *The struggle for existence* [10]. Hafner Pub. Co., New York.

Gois, K. S., F. M. Pelicice, L. C. Gomes, & A. A. Agostinho, 2015. Invasion of an Amazonian cichlid in the Upper Parana River: facilitation by dams and decline of a phylogenetically related species. *Hydrobiologia* 746: 401–413.

Gomes, L. C., & A. A. Agostinho, 1997. Influence of the flooding regime on the nutritional state and juvenile recruitment of the curimba, *Prochilodus scrofa*, Steindachner, in upper Paraná River, Brazil. *Fisheries Management and Ecology* 4: 263–274.

Gozlan, R. E., J. R. Britton, I. Cowx, & G. H. Copp, 2010. Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology* 76: 751–786.

Gozlan, R. E., E. J. Peeler, M. Longshaw, S. St-Hilaire, & S. W. Feist, 2006. Effect of microbial pathogens on the diversity of aquatic populations, notably in Europe. *Microbes and Infection* 8: 1358–1364.

Grabowska, J., & M. Przybylski, 2015. Life-history traits of non-native freshwater fish invaders differentiate them from natives in the Central European bioregion. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 25: 165–178.

Granzotti, R. V., L. E. Miranda, A. A. Agostinho, & L. C. Gomes, 2018. Downstream impacts of dams: shifts in benthic invertivorous fish assemblages. *Aquatic Sciences Springer*

- International Publishing 80: 1–14, <http://dx.doi.org/10.1007/s00027-018-0579-y>.
- Guidelli, G., W. L. G. Tavechio, R. M. Takemoto, & G. C. Pavanelli, 2006. Fauna parasitária de *Leporinus lacustris* e *Leporinus friderici* (Characiformes, Anostomidae) da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum - Biological Sciences* 28: 281–290.
- Hardin, G., 1960. The Competitive Exclusion Principle. *Science* 131: 1292–1297.
- Havel, J. E., C. E. Lee, & M. J. Vander Zanden, 2005. Do Reservoirs Facilitate Invasions into Landscapes ?. *Bio Science* 55:.
- Hill, A. M. O., & A. J. E. Smith, 1976. Principal Component Analysis of Taxonomic Data with Multi-State Discrete Characters. *TAXON* 25: 249–255.
- Hillebrand, H., & B. Matthiessen, 2009. Biodiversity in a complex world : consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters* 12: 1405–1419.
- Hixon, M. A., 1980. Competitive Interactions between California Reef Fishes of the Genus *Embiotoca*. *Ecology* 61: 918–931.
- Hutchinson, G. E., 1953. *Academy of Natural Sciences. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 105: 1–12.
- Järvenpää, M., & K. Lindström, 2011. Algal blooms decrease care but increase egg survival in a fish with paternal care. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 2023–2028.
- Johnson, P. T., J. D. Olden, & M. J. Vander Zanden, 2008. Dam invaders : impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 357–363.
- Johnsson, J. I., 2009. Behavioural Defenses in Fish In Zaccone, G., C. Perrière, A. Mathis, & B. G. Kapoor (eds), *Fish Defenses*. Science Publishers, Jersey: 394.
- Júlio Jr, H. F., C. Dei Tós, A. A. Agostinho, & C. S. Pavanelli, 2009. A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the upper rio Paraná basin. *Neotropical Ichthyology* 7: 709–718.
- Kuczynski, L., J. Côte, A. Toussaint, S. Brosse, L. Buisson, & G. Grenouillet, 2018. Spatial mismatch in morphological, ecological and phylogenetic diversity, in historical and contemporary European freshwater fish faunas. *Ecography* 41: 1665–1674.
- Laliberté, E., P. Legendre, & B. Shipley, 2014. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package. , <http://www.elaliberte.info/publications>.
- Lanari, M. D. O., & R. Coutinho, 2010. Biodiversidade e funcionamento de ecossistemas: síntese de um paradigma e sua expansão em ambientes marinhos. *Oecologia Australis* 14: 959–988.
- Langeani, F., R. M. C. Castro, O. T. Oyakawa, O. A. Shibatta, C. S. Pavanelli, & L. Casatti, 2007. Diversidade da ictiofauna do Alto Rio Paraná : composição atual e perspectivas futuras Introdução O Alto Paraná é área complexa devido às atividades tectônicas. *Biota Neotropica* 7: 181–197.
- Latini, A. O., & M. Petrere Jr., 2004. Reduction of a native fish fauna by alien species: an example from Brazilian freshwater tropical lakes. *Fisheries Management and Ecology* 11: 71–79.

- Legendre, P., & S. Dray, 2008. Testing the Species Traits-Environment Relationships: the Fourth-Corner Problem Revisited. *Ecology* 89: 3400–3412, <http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/08-0349.1>.
- Legendre, P., & L. Legendre, 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier Science, Amsterdam.
- Legendre, P., & L. Legendre, 2012. *Numerical Ecology*. Elsevier, Montréal.
- Li, S. peng, M. W. Cadotte, S. J. Meiners, Z. shuang Hua, H. yue Shu, J. tian Li, & W. sheng Shu, 2015. The effects of phylogenetic relatedness on invasion success and impact: Deconstructing Darwin’s naturalisation conundrum. *Ecology Letters* 18: 1285–1292.
- Liew, J. ia H., H. H. Tan, & D. C. J. Yeo, 2016. Dammed rivers : impoundments facilitate fish invasions. .
- Lockwood, J. L., P. Cassey, & T. Blackburn, 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 223–228.
- MacArthur, R., & R. Levins, 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *American Naturalist* 101: 377–385.
- Mack, R. N., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout, & F. A. Bazzaz, 2000. Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control. *Ecological Applications* 10: 689.
- MacNeil, C., & J. Prenter, 2000. Differential microdistributions and interspecific interactions in coexisting native and introduced *Gammarus spp.* (Crustacea: Amphipoda). *Journal of Zoology* 251: 377–384.
- Marcucci, K. M. I., M. L. Orsi, & O. A. Shibatta, 2005. Abundância e aspectos reprodutivos de *Loricariichthys platymetopon* (Siluriformes, Loricariidae) em quatro trechos da represa Capivara, médio rio Paranapanema. *Iheringia. Série Zoologia* 95: 197–203.
- Mason, N. W. H., D. Mouillot, W. G. Lee, & J. B. Wilson, 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112–118.
- McCune, B., & J. B. Grace, 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MjM software design, Gleneden Beach.
- McDowall, R. M., 2006. Crying wolf, crying foul, or crying shame: Alien salmonids and a biodiversity crisis in the southern cool-temperate galaxioid fishes?. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 16: 233–422.
- Mori, A. S., T. Furukawa, & T. Sasaki, 2013. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biological Reviews* 88: 349–364.
- Mouillot, D., O. Dumay, & J. A. Tomasini, 2007. Limiting similarity , niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71: 443e456.
- Mouillot, D., N. A. J. Graham, S. Villéger, N. W. H. Mason, & D. R. Bellwood, 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 167–177.
- Moyle, P. B., 2006. Predicting Invasion Success : Freshwater Fishes in California as a Model. *Bioscience* 56: 515–524.

- Muniz, C. M., M. J. M. Ganassin, A. A. Agostinho, & L. C. Gomes, 2019. Spatial and environmental factors predict the composition of non-native fish assemblages in Neotropical reservoirs. *Biological Invasions* Springer International Publishing 22: 499–508, <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02105-7>.
- Nordheimer, R., & J. M. Jeschke, 2018. Disturbance Hypothesis In Jeschke, J. M., & T. Heger (eds), *Invasion Biology: Invasion Biology Hypotheses and Evidence*. CABI, Boston: 177.
- Olden, J. D., N. L. Poff, & K. R. Bestgen, 2006. Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado River Basin. *Ecological Monographs* 76: 1–7.
- Oliveira, A. G., M. T. Baumgartner, L. C. Gomes, R. M. Dias, & A. A. Agostinho, 2018. Long-term effects of flow regulation by dams simplify fish functional diversity. *Freshwater Biology* 63: 293–305.
- Orsi, M. L., & A. A. Agostinho, 1999. Introdução de espécies de peixes por escapes acidentais de tanques de cultivo em rios da Bacia do Rio Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 16: 557–560.
- Orsi, M. L., & J. R. Britton, 2014. Long-term changes in the fish assemblage of a neotropical hydroelectric reservoir. *Journal of Fish Biology* 86: 1964–1970.
- Ortega, J. C. G., H. F. Júlio, L. C. Gomes, & A. A. Agostinho, 2015. Fish farming as the main driver of fish introductions in Neotropical reservoirs. *Hydrobiologia* 746: 147–158.
- Ota, R. R., G. de C. Deprá, W. J. Graça, & C. S. Pavanelli, 2018. Ten years after “Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes”: revised, annotated and updated. 16: 109.
- Pavoine, S., 2020. *adiv: Analysis of Diversity*. , <https://cran.r-project.org/package=adiv>.
- Peláez, O., 2019. Changes in taxonomic composition result in changes in traits composition across time and space in Neotropical fishes. *Universidade Estadual de Maringá*.
- Peláez, O., & C. S. Pavanelli, 2018. Environmental heterogeneity and dispersal limitation explain different aspects of β -diversity in Neotropical fish assemblages. *Freshwater Biology* 64: 497–505.
- Pelicice, F. M., V. M. . Azevedo-santos, J. R. S. Vitule, M. L. Orsi, D. P. Lima Jr., A. L. B. Magalhães, P. S. Pompeu, M. Petrere Jr., & A. A. Agostinho, 2017. Neotropical freshwater fishes imperilled by unsustainable policies. *Fish and Fisheries* 1–15.
- Pelicice, F. M., J. R. S. Vitule, D. P. Lima Junior, M. L. Orsi, & A. A. Agostinho, 2014. A serious new threat to brazilian freshwater ecosystems: The naturalization of nonnative fish by decree. *Conservation Letters* 7: 55–60.
- Pereira, L. S., A. A. Agostinho, & L. C. Gomes, 2015. Eating the competitor: a mechanism of invasion. *Hydrobiologia* 746: 223–231.
- Pereira, L. S., F. T. Mise, L. F. C. Tencatt, M. T. Baumgartner, & A. A. Agostinho, 2017a. Is coexistence between non-native and native Erythrinidae species mediated by niche differentiation or environmental filtering? A case study in the upper Paraná River floodplain. *Neotropical Ichthyology* 15: e160142.
- Pereira, L. S., F. T. Mise, L. F. C. Tencatt, M. T. Baumgartner, & A. A. Agostinho, 2017b. Is coexistence between non-native and native Erythrinidae species mediated by niche

- differentiation or environmental filtering? A case study in the upper Paraná River floodplain. *Neotropical Ichthyology* 15: 1–12, http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1679-62252017000200218&lng=en&tlng=en.
- Pereira, L. S., R. de A. F. Neves, I. C. Miyahira, B. Kozlowsky-Suzuki, C. W. C. Branco, J. C. de Paula, & L. N. dos Santos, 2018. Non-native species in reservoirs: how are we doing in Brazil?. *Hydrobiologia Springer International Publishing* 817: 71–84, <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3446-2>.
- Petchey, O. L., & K. J. Gaston, 2006. Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741–758.
- Philippsen, J. S., M. Hauser, & E. Benedito, 2015. Isotopic niches of sympatric native and exotic fish species in a neotropical floodplain. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 87: 825–833.
- Pinto, L., L. Rattis, T. Calaça, & B. Travassos, 2012. Ocorrência de grupos funcionais de peixes em dois rios amazônicos com diferentes transparências de águas In Peixoto, P. E. C., & P. E. D. Bobrowiec (eds), *Livro do curso Ecologia da Floresta Amazônica*. PDBFF/INPA, Manaus: 90.
- Polania, C., L. Pla, & F. Casanoves, 2011. Diversidad funcional y servicios ecosistémicos In Casanoves, F., L. Pla, & J. A. Di Rienzo (eds), *Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos*. Turrialba: 105.
- Pombo, M., M. R. Denadai, & A. Turra, 2013. Seasonality, Dietary Overlap and the Role of taxonomic resolution in the study of the diet of three congeneric fishes from a tropical bay. *PLoS ONE* 8: 1–10.
- R Core Team, 2019. The R Project for Statistical Computing. , <https://www.r-project.org/>.
- Rabuffetti, A. P., E. Abrial, L. A. Espínola, M. L. Amsler, E. G. Eberle, M. C. M. Blettler, & A. R. Paira, 2017. Influence of hydrology on the fish body condition in a large subtropical floodplain. *Neotropical Ichthyology* 15: 1–10.
- Rahel, F. J., 2007. Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater Biology* 52: 696–710.
- Rao, C. R., 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical Population Biology* 21: 24–43.
- Ribeiro, F., B. Elvira, M. J. Collares-Pereira, & P. B. Moyle, 2008. Life-history traits of non-native fishes in Iberian watersheds across several invasion stages: A first approach. *Biological Invasions* 10: 89–102.
- Richardson, D. M., P. P. Y. S. Ek, M. Rejmánek, M. G. Barbour, F. D. Panetta, & C. J. West, 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93–107.
- Ricklefs, R. E., & D. Schluter, 1993. *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives*. .
- Ricotta, C., F. de Bello, M. Moretti, M. Caccianiga, B. E. L. Cerabolini, & S. Pavoine, 2016. Measuring the functional redundancy of biological communities: a quantitative guide. *Methods in Ecology and Evolution* 7: 1386–1395.

- Rodrigues, A. C., H. S. de Santana, M. T. Baumgartner, & L. C. Gomes, 2018. Coexistence between native and nonnative species: the invasion process and adjustments in distribution through time for congeneric piranhas in a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia* 817: 279–291.
- Sagouis, A., J. Cucherousset, S. Villéger, F. Santoul, & S. Boulêtreau, 2015. Non-native species modify the isotopic structure of freshwater fish communities across the globe. *Ecography* 38: 979–985.
- Sampaio, A. B., & I. B. Schmidt, 2013. Espécies Exóticas Invasoras em Unidades de Conservação Federais do Brasil. *Biodiversidade Brasileira* 2: 32–49.
- Santos, L. N., A. A. Agostinho, A. F. G. N. Santos, & E. García-Berthou, 2019. Reconciliation ecology in Neotropical reservoirs: can fishing help to mitigate the impacts of invasive fishes on native populations?. *Hydrobiologia* 826: 183–193.
- Santos, L. N., E. García-Berthou, A. A. Agostinho, & J. D. Latini, 2011. Fish colonization of artificial reefs in a large Neotropical reservoir: Material type and successional changes. *Ecological Applications* 21: 251–262.
- Sharma, S., M. J. Vander Zanden, J. J. Magnuson, & J. Lyons, 2011. Comparing climate change and species invasions as drivers of coldwater fish population extirpations. *PLoS ONE* 6:.
- Shuai, F., S. Lek, X. Li, & T. Zhao, 2018. Biological invasions undermine the functional diversity of fish community in a large subtropical river. *Biological Invasions Springer International Publishing* 20: 2981–2996, <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1751-y>.
- Smith, W. S., E. L. G. Espínola, & O. Rocha, 2005. As introduções de espécies de peixes exóticos e alóctones em bacias hidrográficas brasileiras In Rocha, O., E. L. G. Espíndola, N. Fenerich-Verani, R. J. Verani, & A. C. Riet-Zler (eds), *Espécies invasoras de águas doces: estudo de caso e propostas de manejo*. Editora da Universidade Federal de São Carlos, São Carlos: 25–44.
- Southwood, T. R. E., 1977. Habitat, the templet for ecological strategies?. *Journal of Animal Ecology* 46: 336–365.
- StatSoft, I., 2014. *STATISTICA* (data analysis software system). www.statsoft.com.
- Tilman, D., 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Tingley, R., B. L. Phillips, & R. Shine, 2011. Establishment success of introduced amphibians increases in the presence of congeneric species. *American Naturalist* 177: 382–388.
- Villéger, S., N. W. H. Mason, & D. Mouillot, 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290–2301.
- Villéger, S., J. R. Miranda, D. F. Hernández, & D. Mouillot, 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20: 1512–1522.
- Vitule, J. R. S., C. A. Freire, & D. Simberloff, 2009. Introduction of non-native freshwater fish can certainly be bad. *Fish and Fisheries* 10: 98–108.
- Vitule, J. R. S., F. Skóra, & V. Abilhoa, 2012. Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Diversity and Distributions* 18:

111–120.

Winemiller, K. O., 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia* 225–241, <http://link.springer.com/article/10.1007/BF00379810>.

Yonekura, R., Y. Kohmatsu, & M. Yuma, 2007. Difference in the predation impact enhanced by morphological divergence between introduced fish populations. *Biological Journal of the Linnean Society* 91: 601–610.

Zhao, T., S. Villéger, & J. Cucherousset, 2019. Accounting for intraspecific diversity when examining relationships between non-native species and functional diversity. *Oecologia Springer Berlin Heidelberg* 189: 171–183, <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4311-3>.

2 PADRÕES DE DIVERSIDADE FUNCIONAL DE ESPÉCIES DE PEIXES NATIVOS E NÃO NATIVOS NUMA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL

RESUMO

O sucesso da invasão e o impacto das espécies não nativas é difícil de prever, mas aparentemente está relacionado aos traços funcionais que definem os nichos de espécies e o desempenho em determinadas condições ambientais. O objetivo deste estudo foi avaliar a variação temporal nos padrões de diversidade funcional de peixes nativos e não nativos na planície de inundação do alto rio Paraná, em rios com diversos graus de regulação do fluxo por barragens e identificar as características funcionais que mais favorecem esses grupos de espécies. Foram utilizadas 14 características funcionais associadas a cinco dimensões principais de nicho (alimentação, uso de habitat, metabolismo, história de vida e defesa). Para avaliar possíveis diferenças entre as espécies de peixes nativas e não nativas na relação das características funcionais com variáveis temporais e espaciais, foi realizada uma análise RLQ seguida por uma análise de *fourth-corner*. Os índices de diversidade funcional avaliados foram riqueza, equitabilidade, divergência, redundância e entropia quadrática de Rao. A distribuição das características funcionais nas amostras de peixes mudou ao longo do tempo. A riqueza funcional aumentou ao longo do tempo para espécies não nativas e diminuiu para espécies nativas. A uniformidade funcional diminuiu ao longo do tempo para peixes nativos e não nativos. A divergência funcional diminuiu para espécies nativas e aumentou para espécies não nativas ao longo do tempo. A redundância funcional aumentou para espécies nativas ao longo do tempo e diminuiu para espécies não nativas no rio menos alterado. A entropia quadrática de Rao apresentou tendências diferentes para espécies nativas e não nativas ao longo do tempo, o que sugere que a combinação de características funcionais responsáveis pelo sucesso das espécies não nativas é diferente das espécies nativas. Na planície de inundação do alto rio Paraná, a diversidade funcional de espécies de peixes nativas e não nativas varia com aparente influência da alteração do regime de fluxo na dinâmica populacional. Esses resultados sugerem que as espécies não nativas têm impacto negativo sobre as nativas a través de alterações nos padrões de diversidade funcional, tais como riqueza, divergência e redundância funcional.

Palavras-chave: Espécies invasoras. Riqueza funcional. Equitabilidade funcional. Redundância funcional. Traços funcionais. Barragens.

PATTERNS OF FUNCTIONAL DIVERSITY OF NATIVE AND NON-NATIVE FISH SPECIES IN A NEOTROPICAL FLOODPLAIN

ABSTRACT

Invasion success and impact of non-native species are difficult to predict but presumably depend on the functional traits that define species niches and performance under certain environmental conditions. We assessed temporal variation in patterns of functional diversity of native and non-native fish in the upper Paraná River floodplain in rivers with different degrees of flow regulation by dams, and identify the functional characteristics that most favor these groups of species. We measured 14 functional traits associated with five major niche dimensions (feeding, habitat use, metabolism, life history, and defense). To evaluate potential differences between native and non-native fish in the relationship of functional trait with temporal and spatial variables, we performed an RLQ analysis followed by a fourth-corner analysis. Indices of functional diversity were richness, evenness, divergence, redundancy, and Rao's quadratic entropy. The distribution of functional traits in the fish samples changed over time. Functional richness increased over time for non-native species and declined for native species. Functional evenness declined over time for both native and non-native fishes. Functional divergence declined for native species and increased for non-native species over time. Functional redundancy increased for native species over time and declined for non-native species in the less altered river. Rao's quadratic entropy revealed different trends for native and non-native species over time, which suggests that the combination of functional characteristics responsible for the success of non-native species is different from native species. In the upper Paraná River floodplain, the functional diversity of native and non-native fish species varies with apparent influence from flow regime alteration on population dynamics. These results suggest that non-native species have a negative impact on native species through changes in functional diversity patterns, such as richness, divergence and functional redundancy.

Keywords Invasive species, Functional richness, Functional evenness, Functional redundancy, Functional traits, Dams.

2.1 Introdução

A diversidade biológica influencia os processos ecológicos, incluindo ciclagem de nutrientes, produção primária e secundária, interações tróficas e comunidade de assembleias (Gamfeldt et al., 2008; Hillebrand & Matthiessen, 2009; Lanari & Coutinho, 2010). Como os processos ecológicos fornecem serviços ecossistêmicos que beneficiam a sociedade humana (Gamfeldt et al., 2008; Polania et al., 2011), a perda da diversidade biológica é uma preocupação séria (Cao et al., 2018; Colin et al., 2018). A introdução de espécies não nativas são um problema global (Cucherousset & Olden, 2011). Uma vez estabelecidas no ambiente recém colonizado, espécies não nativas afetam a fauna nativa por meio de predação (Bampfylde & Lewis, 2007; Yonekura et al., 2007), competição (Blanchet et al., 2007), alteração de habitat (McDowall, 2006), transmissão de novas doenças (Gozlan et al., 2006) e hibridação (D'Amato et al., 2007). Esses efeitos não apenas reduzem populações de espécies nativas, mas também alteraram seus padrões de distribuição espacial e papéis funcionais na comunidade local (Carey & Wahl, 2010; Shuai et al., 2018), com repercussões nos processos ecológicos (Polania et al., 2011; Mori et al., 2013; Mouillot et al., 2013).

O estabelecimento bem-sucedido de espécies introduzidas depende da interação de vários fatores, incluindo seus atributos de história de vida, respostas a condições abióticas no habitat invadido e interações bióticas com espécies nativas (Richardson et al., 2000; Agostinho et al., 2015). A hipótese do distúrbio propõe que ambientes mais alterados sejam mais rapidamente invadidos do que os prístinos, principalmente devido aos efeitos negativos do distúrbio na biota nativa (Nordheimer & Jeschke, 2018). As perturbações de origem antropogênica, são frequentemente acompanhadas por uma maior pressão de propagação de espécies invasoras (frequência com que os indivíduos são libertados para o ambiente foco; Colautti et al., 2014). No entanto, a hipótese de aceitação biótica prevê que habitats com condições ambientais favoráveis promovem a persistência da população, tanto para espécies nativas quanto não nativas (Fridley et al., 2007). Uma terceira hipótese, chamada resistência biótica, propõe que espécies invasoras são menos propensas a se estabelecer em comunidades com maior riqueza de espécies e com interações mais coevoluídas (Elton, 1958; Fridley et al., 2007; Carey & Wahl, 2010), e essa resistência também pode ser influenciada por diferenças na riqueza de espécies nativas entre bacias doadoras e receptoras (Fitzgerald et al., 2016).

As perdas da diversidade biológica têm sido analisadas considerando diferentes métricas, abrangendo dimensões taxonômicas, filogenéticas e funcionais (Kuczynski et al., 2018; Zhao et al., 2019). Assim, enquanto a diversidade taxonômica avalia o número de espécies em uma assembleia, a diversidade filogenética mede sua amplitude evolutiva, e a diversidade funcional quantifica a variedade de características funcionais dentro da assembleia (Kuczynski et al., 2018). A diversidade taxonômica tem sido usada com mais frequência para avaliar padrões de diversidade nativa e não nativa (Zhao et al., 2019). No entanto, a diversidade funcional é mais relevante para o entendimento da dinâmica ecológica, e o número de estudos utilizando medidas de diversidade funcional tem aumentado nos últimos anos (Hillebrand & Matthiessen, 2009; Colin et al., 2018; Zhao et al., 2019).

Nesse contexto, este capítulo trata da avaliação dos padrões de diversidade funcional das espécies de peixes nativos e não nativos da planície de inundação do alto rio Paraná ao longo do tempo (série temporal interrompida 1986-2018) e em rios com diferentes graus de regulação por represamentos. Buscou-se também a identificação de potenciais diferenças nas características funcionais entre os grupos de espécies nativas e não nativas. Alguns estudos têm demonstrado que existem diferenças nos padrões de diversidade funcional entre espécies nativas e não nativas (Kuczynski et al., 2018; Shuai et al., 2018; Zhao et al., 2019), outros tem evidenciado alterações na diversidade funcional de espécies nativas na presença de espécies não nativas (Mouillot et al., 2013; Colin et al., 2018). A introdução de espécies pode trazer grandes modificações para a comunidade residente, especialmente se estas são funcionalmente diferentes. (Petchey & Gaston, 2006; Cianciaruso et al., 2009). Segundo Mouillot et al., 2013, espécies não nativas além de alterar a riqueza de espécies nativas de uma comunidade, têm implicações sobre a estrutura funcional, alterando parte do espaço funcional ocupado pelas espécies nativas. Dessa maneira, se as espécies não nativas não trazem novas combinações de características funcionais, não há aumento na riqueza funcional. Em vez disso, aumenta a redundância e há declínios na divergência funcional e na equitabilidade funcional (Mouillot et al., 2013). Nesse contexto, a hipótese é que a diversidade funcional das espécies de peixes não nativas na planície de inundação do alto rio Paraná tem aumentado ao longo do tempo, enquanto que a diversidade funcional das espécies nativas tem diminuído. É esperado que a riqueza funcional, a equitabilidade funcional e divergência funcional aumentem ao longo do tempo para as espécies não nativas e diminuam para as nativas, e que a tendência oposta será observada para cada grupo com respeito redundância funcional. Também é esperado que os traços funcionais responsáveis pelo

sucesso de espécies não nativas sejam diferentes daqueles possuídos por espécies nativas que persistem após invasões, o que seria indicado por tendências diferentes entropia quadrática de Rao, para os dois grupos de espécies.

2.2 Materiais e métodos

2.2.1 Área de Estudo

A bacia do rio Paraná é uma das maiores da América do Sul e seu trecho alto comporta intensa atividade antrópica, com grandes centros urbanos, industriais e agrícolas, além de mais de 130 hidrelétricas, o que faz dela uma das mais reguladas do continente (Agostinho et al., 2008). O trecho da bacia objeto desse estudo localiza-se a planície de inundação do alto rio Paraná (22°40' - 22°50' S e 53°15' - 53°40' W), que atualmente é o único remanescente lótico com extensão relevante em território brasileiro. Apresenta grande diversidade biótica, e é protegido por uma Área de Proteção Ambiental (APA das Ilhas e Várzeas do Rio Paraná e dois Parques (Parque Nacional de Ilha Grande e o Parque Estadual do Rio Ivinhema; Agostinho et al., 2000). Essa área se caracteriza por um rio anastomosado de canais secundários, comportando ambientes lóticos (rios), semi-lóticos (canais) e lênticos (lagoas conectadas e isoladas), pertencentes aos rios Paraná, Baía e Ivinhema (Fig. 1). rio

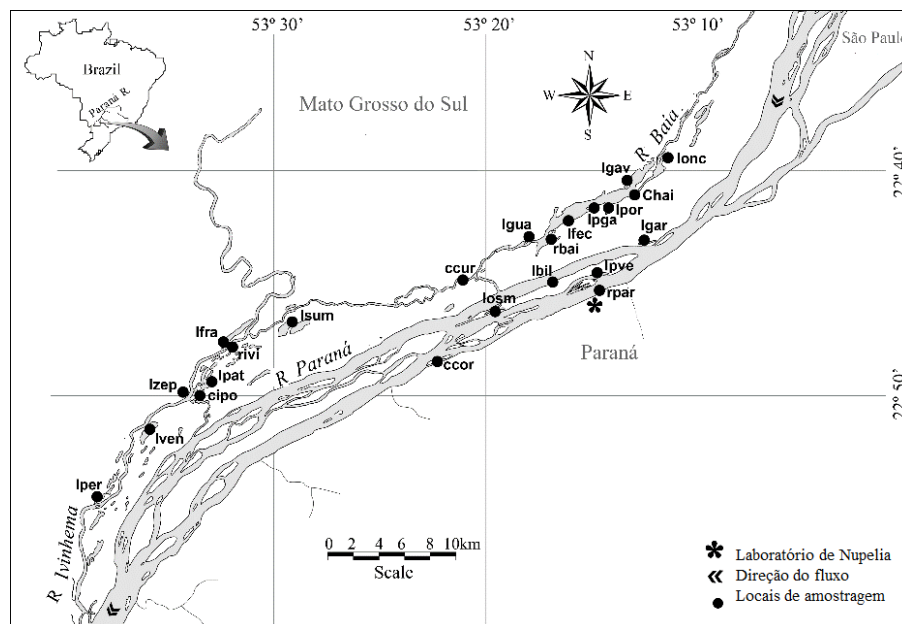


Fig. 1 Mapa da região de estudos localizada na planície de inundação do alto rio Paraná (rios Paraná, Baía e Ivinhema) evidenciando as áreas de amostragem.

A planície de inundação do alto rio Paraná apresenta um elevado número de espécies introduzidas, que representa mais de 30% de todas as espécies de peixes presentes (Ota et al., 2018). Isso se deve, principalmente, à submersão do Salto de Sete Quedas, uma barreira geográfica natural que foi inundada pelo reservatório de Itaipu (Júlio Jr et al., 2009), aos escapes de áreas de cultivo (Ortega et al., 2015; Casimiro et al., 2018), liberação para pesca esportiva (iscas vivas, estocagens) e aquariofilia (Langeani et al., 2007; Ortega et al., 2015). Após a introdução, o processo de dispersão e ocupação é facilitado pelo grande número de barragens construídas ao longo da bacia (Johnson et al., 2008; Gois et al., 2015). A barreira geográfica natural formada pelo Salto de Sete Quedas separava duas províncias ictiofaunísticas distintas, a do alto e a do médio Paraná (Bonetto, 1986; Abell et al., 2008), e foi inundada após o fechamento do reservatório de Itaipu em 1982. Mais tarde, com o início da operação do Canal da Piracema construído junto a barragem de Itaipu, novas espécies ganharam acesso ao trecho superior (Agostinho et al., 1994; Vitule et al., 2012).

2.2.2 Coleta dos dados e identificação das espécies

Este estudo foi realizado com dados de projetos financiados pelas entidades Financiadora de Estudos de Projetos – FINEP (1986-1988), Programa de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico e Ciências Ambientais – PADCT/CIAMB (1992-1995) e Pesquisas Ecológicas de Longa Duração – PELD (2000-2018).

As coletas foram realizadas em 23 pontos de amostragem na planície de inundação do alto rio Paraná. O esforço amostral ao longo de todo o período de estudo foi distinto. Entre os anos de 1986 a 1988 e de 1992 a 1995 foram realizadas coletas mensais, enquanto entre os anos de 2000 a 2018, foram trimestrais. Os peixes foram coletados com redes de espera (10 m e 20 m de comprimento; com malhas de 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 12, 14 e 16 cm, entre nós opostos, sendo que a partir do ano 2000 também foi usada a malha 2,4) expostas por 24 horas. Dado que o conjunto de dados utilizado não foi contínuo ao longo do tempo (coletas: 1986-1988; 1992-1995; 2000-2018) e em alguns anos as coletas não contemplaram todas as estações do ano (1986 e 1995), os resultados foram apresentados foram agrupados em quatro décadas: 1980-89; 1990-99; 2000-09 e 2010-18.

Os peixes capturados foram eutanasiados após anestesia com uso de benzocaína 5%, como recomendado pela Comissão de Ética no Uso de Animais – CEUA (Nº 1420221018; ID

001974) e transportados para a Base Avançada do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) da Universidade Estadual de Maringá (UEM). No laboratório, os peixes foram pesados, medidos e eviscerados, sendo registrado dados individuais como: nome da espécie, local e data de captura, comprimento total e padrão, peso total e peso do estômago. A identificação das espécies nativas e não nativas da planície de inundação do alto rio Paraná foi realizada com base na revisão das publicações de Langeani *et al.*, 2007; Júlio Júnior *et al.*, 2009; Ortega *et al.*, 2015 e Ota *et al.*, 2018.

2.2.3 Classificação dos rios de acordo com o grau de alteração do fluxo

O rio Paraná tem sua vazão amplamente regulada por mais de uma centena de hidrelétricas localizadas a montante, cujas operações atenuam as cheias sazonais e impõem pulsos de vazão diários, além de resultar em efluentes com marcante redução nas concentrações de sedimento e nutrientes, especialmente fósforo (Agostinho *et al.*, 2008), enquanto o rio Ivinhema, com seu trecho inferior dentro do Parque Estadual do Ivinhema, não apresenta barragens em seu curso. O rio Baía que é bastante influenciado pelo rio Paraná, também tem seu trecho alto interceptado por barragem (Granzotti *et al.*, 2018). Dessa forma, tendo como base a regulação de vazão por represamentos, os rios Paraná, Baía e Ivinhema foram classificados como altamente alterado (AA), moderadamente alterado (MA) e pouco alterado (PA), respectivamente.

2.2.4 Características funcionais

Um total de 14 características funcionais foram consideradas para espécies de peixes nativas e não nativas da planície de inundação do alto rio Paraná (Apêndice A). Essas características estão associadas a cinco dimensões do nicho ecológico: alimentação, uso de habitat, metabolismo, história de vida e capacidade de defesa. As características relacionadas à alimentação foram: posição da boca (terminal, sub-terminal, inferior e superior), hábito alimentar (omnívoros, detritívoros, invertívoros, piscívoros, herbívoros e insetívoros) e índice de repleção estomacal ($IR = \text{peso do estômago} / \text{peso do corpo}$). As características relacionadas ao uso do habitat foram: posição na coluna d'água (bêntica, pelágica e demersal), presença de comportamento migratório e comprimento padrão máximo (mm). A estratégia metabólica foi indexada pelo fator de condição de Fulton ($\text{peso total} / \text{comprimento padrão}^3$; Froese, 2006). As características relacionadas à história de vida foram tamanho de primeira maturação (L50,

mm), fecundidade por lote (número de ovócitos maduros em ovários maduros), tamanho do ovo (diâmetro, mm) e frequência de desova (eventos reprodutivos únicos ou múltiplos por ano), tipo de fertilização (interna ou externa), e cuidado parental representado como a contribuição energética total dos pais para os filhos e estimado como a soma de i) depósito especial de zigotos (0,1); ii) portadores vivos (*Livebearers* 0,1); iii) guardadores (0,1); iv) incubação bucal (0,1); estágio da prole quando o cuidado parental termina (ovos = 1; larvas = 2; jovens = 3); vi) contribuição dos pais (monoparental = 1; biparental = 2; monoparental ou biparental = 1,5); e vii) gestação prolongada = 8 (apenas para espécies de *Potamotrygon*) (Winemiller, 1989; Olden et al., 2006; Peláez & Pavanelli, 2018). Por último, o grau de defesa contra predadores, estimado como a soma de várias características morfológicas, tais como: i) presença de espinhos (0 = ausência; 1 = unicamente o primeiro da nadadeira peitoral ou dorsal; 2 = o primeiro raio das nadadeiras peitoral e dorsal, 3 = múltiplos espinhos); ii) presença de estruturas peçonhentas = 1; iii) armadura (0 = ausência de estruturas ósseas cobrindo o corpo; 1 = cobrindo só a região anterior do corpo; 2 = cobrindo mais da metade do corpo) (Peláez, 2019). Os dados das características funcionais foram obtidos a partir de medidas realizadas durante este estudo, fontes da literatura e *FishBase* (Froese & Pauly, 2019). Espécies com menos de três indivíduos coletados ou informações incompletas das características funcionais foram excluídas da análise.

2.2.5 Índices de diversidade funcional

Diversidade funcional, distribuição de espécies e sua abundância no espaço funcional da comunidade (Mouillot et al., 2013), foi avaliada a partir de cinco medidas: riqueza, equitabilidade, divergência, redundância funcional e entropia quadrática de Rao. A riqueza funcional (FRic) representa a diversidade da combinação de características das espécies em uma comunidade, medida como o espaço funcional ocupado por todas as espécies em uma comunidade (Villéger et al., 2008; Mouillot et al., 2013). Equitabilidade funcional (FEve) mede a homogeneidade das distribuições de abundância de todas as espécies no espaço funcional (Villéger et al., 2008; Mouillot et al., 2013). A divergência funcional (FDiv) é estimada a partir das abundâncias das combinações de características mais divergentes, medidas como a proporção da abundância total representada por espécies com os valores de características mais extremas (Villéger et al., 2008; Mouillot et al., 2013). A redundância funcional (FRed) mede o grau em que as espécies compartilham combinações semelhantes de características (Ricotta et al., 2016). Finalmente, a entropia quadrática de Rao reflete a relação

entre as abundâncias relativas e distâncias entre pares de espécies com base na similaridade de características funcionais (Mouillot et al., 2013).

2.2.6 Análises dos dados

As variações da abundância (CPUE) das espécies nativas e não nativas ao longo do tempo (décadas: 1980-1989; 1990-1999; 2000-2009; 2010-2018) e nos três rios (AA, MA, PA) foram identificadas graficamente.

Para avaliar a relação entre as variáveis temporais (décadas) e espaciais (rios) com as características funcionais das espécies nativas e não nativas da planície, foi utilizada a análise de RLQ seguida da análise *fourth-corner* (Legendre & Dray, 2008; Dray et al., 2014), para espécies nativas e não nativas separadamente. A RLQ é uma técnica multivariada integrada que permite associar duas matrizes, uma com as variáveis ambientais em cada amostra (R), outra com características para as espécies (Q), ligadas pelos dados de abundância das espécies em cada amostra (L). Neste estudo, a matriz R corresponde às variáveis temporais (décadas) e espaciais (rios). Dado que a RLQ é uma extensão da análise de co-inércia, é necessária uma ordenação para cada matriz antes da análise. Para a matriz L foi aplicada a Análise de Correspondência (CA), porque ela apresenta bom desempenho com vários valores zeros (McCune & Grace, 2002). As matrizes R e Q foram submetidas a ordenação de *Hill-Smith* (Hill & Smith, 1976) por apresentarem dados mistos (binários e contínuos). A significância geral do modelo RLQ foi testada usando o teste de Monte Carlo (9999 permutações).

A análise de *fourth-corner* testa a significância das associações bivariadas entre cada característica e uma única variável ambiental por meio de randomizações (Legendre & Dray, 2008). Assim, a significância é alcançada quando o valor da associação observada não se sobrepõe ao intervalo de confiança da distribuição probabilística das associações aleatórias (Legendre & Legendre, 2012), o que significa que a associação observada é diferente da esperada por acaso. Foram usadas 9999 permutações com o Modelo 2 para randomizações (linhas permutadas da matriz L), que rompe o vínculo entre L e R, mas mantém L vinculado a Q. Essas análises foram realizadas no ambiente R (R Core Team, 2019), utilizando as funções “rlq”, “randtest” e “fourthcorner” do pacote *ade4*.

Os índices de diversidade funcional (Riqueza Funcional - FRic; Equitabilidade Funcional - FEve; Divergência Funcional - FDiv; Redundância Funcional - FRed e Entropia Quadrática de Rao), foram calculados por amostra (local/mês/ano), para cada grupo de

espécies (nativas e não nativas). No software R, a função ‘dbFD’ do pacote FD (Laliberté et al., 2014), foi utilizada para o cálculo dos índices de diversidade funcional exceto para o índice de redundância para o qual foi usada a função “Uniqueness” do pacote *Adiv* (Pavoine, 2020). Os resultados dos índices foram agrupados por décadas e por rios. Para avaliar as diferenças dos índices de diversidade funcional entre os ambientes, as décadas e a interação (ambiente*década) foram utilizadas Análises de Variância Bifatoriais (ANOVA-bifatorial), das quais também foram obtidas as estimativas dos coeficientes lineares para interpretação (Apêndice B).

2.3 Resultados

As amostragens realizadas com redes de espera resultaram na captura de 134 espécies (Apêndice A). Dessas, 77 (58%) correspondem a espécies nativas e 57 (42%) a não nativas. Um total de 31 espécies (16 nativas e 15 não nativas) foram excluídas da análise por apresentarem menos de três indivíduos coletados ou informações incompletas das características funcionais. Dessa forma, foram analisadas 61 espécies nativas e 42 não nativas.

Variações na abundância de espécies nativas foram observadas graficamente ao longo do tempo e nos três rios com diferentes graus de alteração (Fig. 2A). Embora a abundância desse grupo de espécies tenha mostrado tendências crescentes ao longo do tempo, houve queda muito acentuada durante a terceira década (2000-09) nos três rios. Os menores valores de abundância foram registrados no rio altamente alterado (AA) ao longo das quatro décadas e os maiores valores foram observados no rio pouco alterado (PA) durante a última década (2010-18). A abundância de espécies não nativas aumentou gradualmente ao longo do tempo (Fig. 2B). No entanto, houve queda no rio pouco alterado (PA) durante as duas últimas décadas. Os maiores valores de abundância para este grupo de espécies foram registrados no rio moderadamente alterado (MA) durante as últimas duas décadas (Fig. 2B).

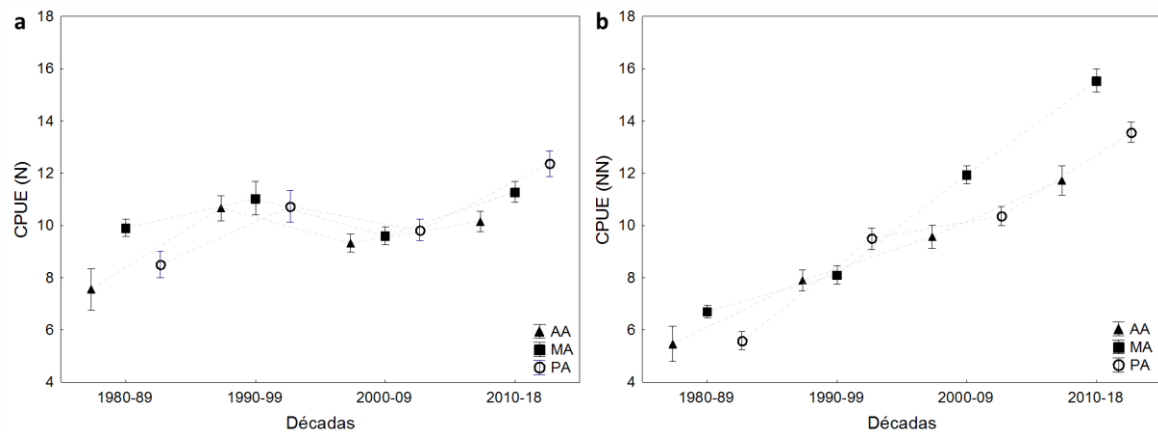


Fig. 2 Variações temporais nos valores médios de abundância (CPUE) para espécies nativas (a) e não nativas (b) em três rios com diferentes graus de alteração de fluxo na planície de inundação do alto rio Paraná. AA = Altamente alterado; MA = moderadamente alterado; PA = pouco alterado.

Para as espécies nativas, os dois primeiros eixos da análise RLQ modelaram 77,2% da variação entre variáveis temporais e espaciais, relacionadas às características funcionais das assembleias de peixes. Para espécies não nativas, os dois primeiros eixos do RLQ explicaram 75,4% dessa variação (Apêndice C).

De acordo com a análise do RLQ, a relação entre as variáveis temporais e espaciais com as características funcionais foi significativa, tanto para as espécies nativas ($p < 0,001$), quanto para as não nativas ($p < 0,001$). Para as espécies nativas, o rio altamente alterado (AA) esteve relacionado positivamente com os eixos 1 e 2, assim como peixes com boca inferior (B.I), e a espécie *Hypostomus ancistroides* (23) (Figs. 3A, 3B e 3C). A primeira década (1980-89), relacionada negativamente aos eixos 1 e 2, teve relação positiva com o hábito de alimentar piscívoro (H.pisc), e a espécie *Pseudoplatystoma corruscans* (48) (Figs. 3A, 3B e 3C). O rio moderadamente alterado (MA) também relacionado negativamente com eixos 1 e 2, teve relação positiva com a posição demersal (P.D) e hábito alimentar invertívoro (F.invert). As espécies *Callichthys callichthys* (9) e *Hoplosternum littorale* (22) tiveram destaque nessas amostras (figs. 3A, 3B e 3C). A segunda década (1990-99), associada positivamente com o eixo 2, teve relação positiva com as características migração (Migr), fecundidade (Fec) e desova única (D.Uni), com destaque da espécie *Prochilodus lineatus* (47) (figs. 3A, 3B e 3C). Da mesma forma, o rio pouco alterado (PA) associado positivamente ao eixo 2, teve relação positiva com a característica boca superior (B.SP) e a espécie *Rhaphiodon vulpinus* (50). As duas últimas décadas (2000-09 e 2010-18) relacionadas positivamente com

o eixo 1, tiveram relação positiva com o hábito alimentar insetívoro (H.inset), com destaque das espécies *Crenicichla britskii* (11), *Eigenmannia trilineata* (14) *Eigenmannia virescens* (15) (Figs. 3A, 3B e 3C).

Para espécies não nativas, o rio altamente alterado relacionado positivamente com o eixo 1, teve relação positiva com o cuidado parental (CP), com destaque das raias *Potamotrygon amandae* (29) e *P. cf. falkneri* (30) e o ciclídeo *Aequidens plagiozonatus* (2) (Figs. 4A, 4B e 4C). A primeira e terceira década (1980-89 e 2000-09), e rio moderadamente alterado (MA) foram negativamente associadas aos eixos 1 e 2, e tiveram relação positiva com as características índice de repleção estomacal (IR), boca inferior (B.I) e posição demersal (P.D) (Figs. 4A, 4B). As espécies *Hypostomus commersoni* (19), *Loricariichthys platymetopon* (21), *L. rostratus* (22) e *Platydoras armatulus* (28) foram positivamente associadas a essas variáveis (Fig. 4C). A segunda década (1990-99) e o rio pouco alterado (PA) associados positivamente ao eixo 2, tiveram relação positiva com o hábito alimentar herbívoro (H.herb), com destaque das espécies *Pterodoras granulosus* (33) e *Schizodon borellii* (38) (figuras 4A, 4B e 4C). Finalmente, a última década (2010-18) associada positivamente aos eixos 1 e 2, teve relação positiva com as características boca superior (B.SP) e o hábito alimentar insetívoro (H.inset), com destaque da espécie *Gymnotus pantanal* (14) (figs. 4A, 4B e 4C; ver apêndice D para os valores das correlações).

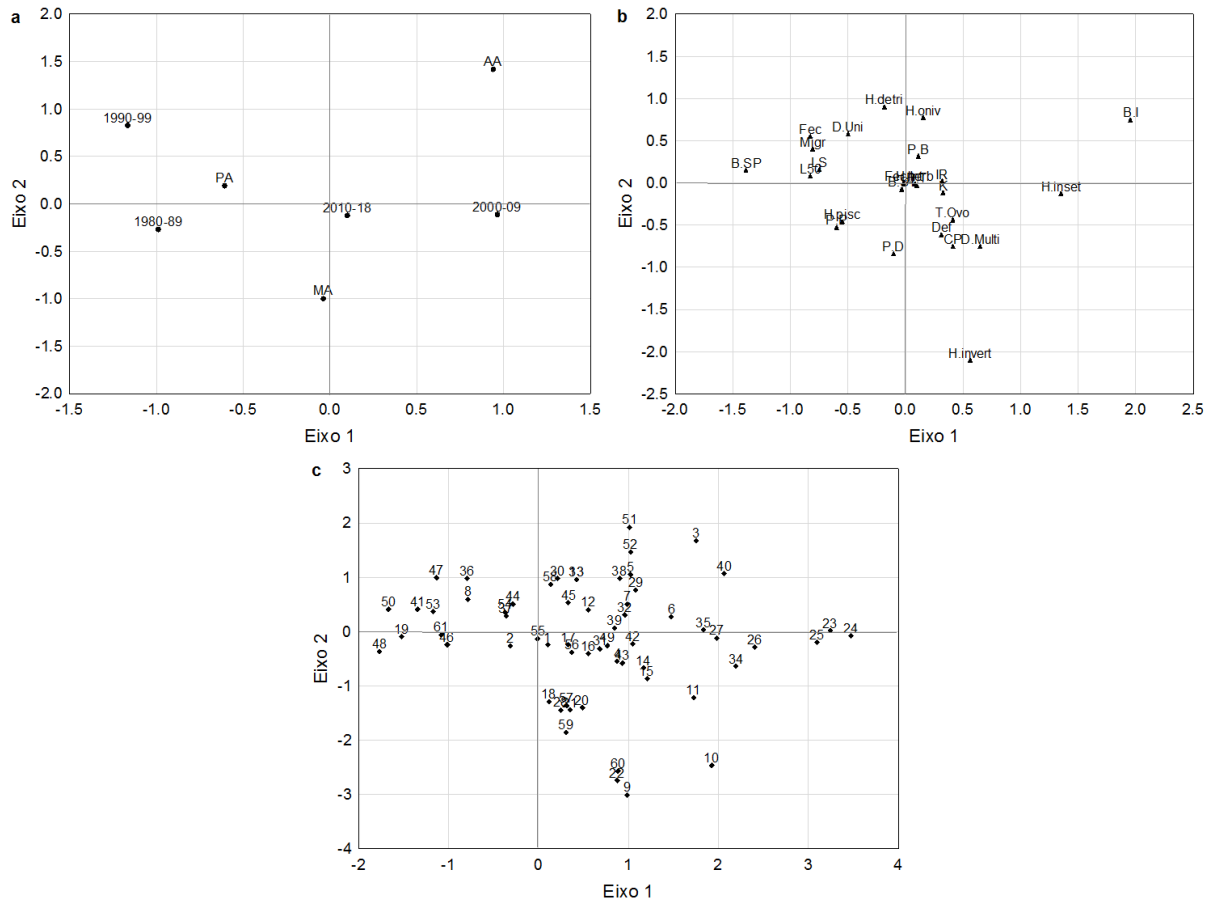


Fig. 3 Gráfico de análise RLQ de espécies nativas. Ordenação de variáveis temporais (décadas) e espaciais (rios) (a). Ordenação dos traços funcionais (b). Ordenação de espécies nativas (c). AA = altamente alterado; MA = moderadamente alterado; PA = pouco alterado; H.detri = detritívoro; H.herb = herbívoro; H. inset = insetívoro; H.invert = invertívoro; H.oniv = onívoro; H.pisc = piscívoro; B.I = boca inferior; B.SP = boca superior; B.ST = boca subterminal; B.T = terminal da boca; IR = índice de repleção; K = fator de condição; P.B = bentônico; P.D = demersal; P.P = pelágico; Migr = migrador; LS = comprimento padrão; Fec.Int = fertilização interna; CP = cuidado parental; L50 = tamanho de primeira maturação; Fec = fecundidade; T.Ovo = tamanho do ovo; D.Multi = desova múltipla; D.Uni = desova única; Def = defesa; 1=*Acestrorhynchus lacustris*; 2=*Ageneiosus militaris*; 3=*Apareiodon affinis*; 4=*Apteronotus ellisi*; 5=*Astyanax aff. fasciatus*; 6=*Astyanax lacustris*; 7=*Astyanax schubarti*; 8=*Brycon orbignyanus*; 9=*Callichthys callichthys*; 10=*Cichlasoma paranaense*; 11=*Crenicichla britskii*; 12=*Cyphocharax modestus*; 13=*Cyphocharax nagelii*; 14=*Eigenmannia trilineata*; 15=*Eigenmannia virescens*; 16=*Galeocharax gulo*; 17=*Gymnotus inaequilabiatus*; 18=*Gymnotus sylvius*; 19=*Hemisorubim platyrhynchos*; 20=*Hoplias argentiniensis*; 21=*Hoplias sp.2*; 22=*Hoplosternum littorale*; 23=*Hypostomus ancistroides*; 24=*Hypostomus hermanni*; 25=*Hypostomus iheringii*; 26=*Hypostomus regani*; 27=*Hypostomus strigaticeps*; 28=*Iheringichthys labrosus*; 29=*Leporellus vittatus*; 30=*Leporinus friderici*; 31=*Leporinus lacustris*; 32=*Leporinus octofasciatus*; 33=*Leporinus striatus*; 34=*Loricaria proluxa*; 35=*Megalancistrus parananus*; 36=*Megaleporinus obtusidens*; 37=*Megaleporinus piavussu*; 38=*Moenkhausia aff. intermedia*; 39=*Myloplus tiete*; 40=*Piabarchus stramineus*; 41=*Piaractus mesopotamicus*; 42=*Pimelodella avanhandavae*; 43=*Pimelodella gracilis*; 44=*Pimelodus maculatus*; 45=*Pimelodus misteriosus*; 46=*Pinirampus pirinampu*; 47=*Prochilodus lineatus*; 48=*Pseudoplatystoma corruscans*; 49=*Rhamdia quelen*; 50=*Rhaphiodon vulpinus*; 51=*Rhinelepis aspera*; 52=*Rhinodoras dorbignyi*; 53=*Salminus brasiliensis*; 54=*Salminus hilarii*; 55=*Schizodon altoparanae*; 56=*Schizodon nasutus*; 57=*Serrasalmus maculatus*; 58=*Steindachnerina insculpta*; 59=*Sternopygus macrurus*; 60=*Synbranchus marmoratus*; 61=*Zungaro jahu*.

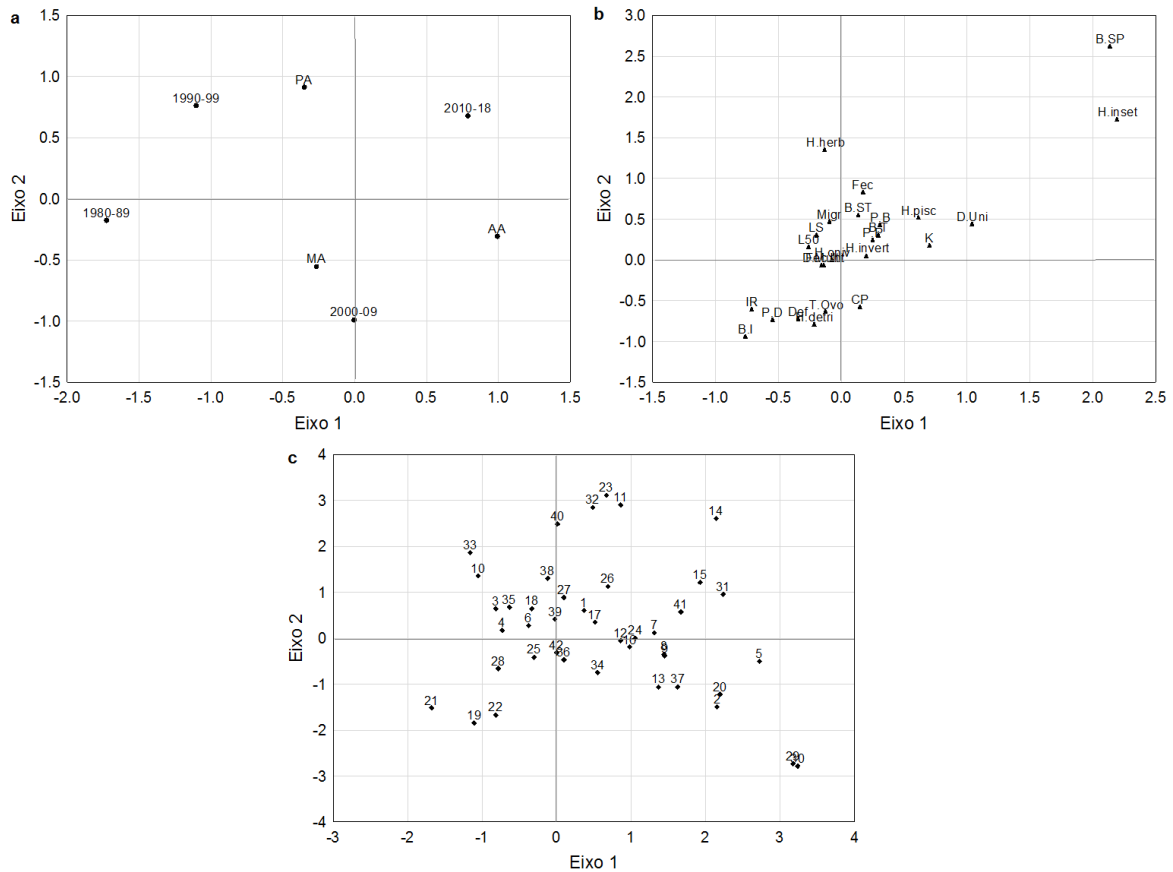


Fig. 4 Gráfico de análise RLQ de espécies não nativas. Ordenação de variáveis temporais (décadas) e espaciais (rios) (a). Ordenação dos traços funcionais (b). Ordenação de espécies nativas (c). AA = altamente alterado; MA = moderadamente alterado; PA = pouco alterado; H.detri = detritívoro; H.herb = herbívoro; H. inset = insetívoro; H.invert = invertívoro; H.onivi = onívoro; H.pisc = piscívoro; B.I = boca inferior; B.SP = boca superior; B.ST = boca subterminal; B.T = terminal da boca; IR = índice de repleção; K = fator de condição; P.B = bentônico; P.D = demersal; P.P = pelágico; Migr = migrador; LS = comprimento padrão; Fec.Int = fertilização interna; CP = cuidado parental; L50 = tamanho de primeira maturação; Fec = fecundidade; T.Ovo = tamanho do ovo; D.Multi = desova múltipla; D.Uni = desova única; Def = defesa; 1=*Acestrorhynchus pantaneiro*; 2=*Aequidens plagiозonatus*; 3=*Ageneiosus inermis*; 4=*Ageneiosus ucayalensis*; 5=*Astronotus crassipinnis*; 6=*Auchenipterus osteomystax*; 7=*Catathyrnidium jenynsii*; 8=*Cichla kelberi*; 9=*Cichla piquiti*; 10=*Clarias gariepinus*; 11=*Colossoma macropomum*; 12=*Erythrinus erythrinus*; 13=*Geophagus sveni*; 14=*Gymnotus pantanal*; 15=*Hemiodus orthonops*; 16=*Hoplerythrinus unitaeniatus*; 17=*Hoplias mbigua*; 18=*Hypophthalmus oreomaculatus*; 19=*Hypostomus commersoni*; 20=*Laetacara araguaiae*; 21=*Loricariichthys platymetopon*; 22=*Loricariichthys rostratus*; 23=*Megaleporinus macrocephalus*; 24=*Metynnis lippincottianus*; 25=*Parauchenipterus galeatus*; 26=*Pimelodus ornatus*; 27=*Plagioscion squamosissimus*; 28=*Platydoras armatulus*; 29=*Potamotrygon amandae*; 30=*Potamotrygon cf. falkneri*; 31=*Psellogramus kennedyi*; 32=*Pseudoplatystoma reticulatum*; 33=*Pterodoras granulatus*; 34=*Pterygoplichthys ambrosettii*; 35=*Rhamphichthys hahni*; 36=*Roebooides descalvadensis*; 37=*Satanoperca* sp.; 38=*Schizodon borelli*; 39=*Serrasalmus marginatus*; 40=*Sorubim lima*; 41=*Steindachnerina brevipinna*; 42=*Trachydoras paraguayensis*.

A análise de *fourth-corner* (Fig. 5) revelou mudanças temporais na composição dos traços funcionais das espécies nativas (Fig. 5A) e não nativas (Fig. 5B) nos três rios. Para peixes nativos, as amostras de assembleias das duas primeiras décadas (1980-89 e 1990-99) foram dominadas por espécies pelágicas (P.P), que realizam migração de longa distância (Migr), elevado comprimento de primeira maturação (L50) e alta fecundidade (Fec) (Fig. 6A).

Durante a segunda década, as características hábito alimentar detritívoro (H.detri) e invertívoro (H.invert), e boca superior (B.SP) tenderam a ser mais comuns. Na terceira década (2000-09), as espécies mais comuns foram as insetívoras (H.insect), com boca inferior (B.I), alto índice de repleção estomacal (IR), alta condição nutricional (K) e ovos grandes (T.Ovo). Na década mais recente (2010-18), as características funcionais mais comuns foram aquelas relacionadas ao hábito alimentar (H.herb, H.inset, .oniv e H.pisc), boca terminal (B.T), posição bentônica (P.B), maior comprimento padrão (LS), cuidado parental bem desenvolvido (CP) e desova múltipla (D.Multi) (Fig. 5A). Também foram observadas diferenças entre os três rios. No rio altamente alterado (AA), os traços funcionais mais comuns foram hábito alimentar detritívoro (H.detri), onívoro (H.oniv) boca inferior (B.I), alto índice de repleção estomacal (IR) e o fator de condição (K). No rio moderadamente alterado (MA), as características hábito alimentar invertívoro (H.invert), boca subterminal (B.ST), cuidado parental (CP), tamanho do ovo (T.Ovo), desova múltipla (D.Multi) e defesa (Def) foram os traços mais comuns. Finalmente, no rio pouco alterado (PA), as características mais comuns nas assembleias de peixes foram hábito alimentar piscívoro (H.pisc), boca superior, posição demersal (P.D), migração, comprimento padrão (LS), tamanho de primeira maturação, alta fecundidade (Fec) e defesa (Def) (Fig. 5A).

Para amostras de peixes não nativos, durante a primeira década, as características mais comuns foram índice de repleção estomacal (IR), fecundidade (Fec) e defesa (Def) (Fig. 5B). Durante a segunda década, as características mais comuns foram migração (Migr), comprimento padrão, fertilização interna (Fec.Int) e fecundidade (Fec). Durante a terceira década, as espécies mais comuns tenderam a ser onívoras (H.oniv), demersais (P.D), com boca inferior (B.I), alto índice de repleção estomacal (IR), espécies com ovos grandes (T.ovo), e cuidados parental (CP) e defesa (Def) bem desenvolvidos. Durante a última década, as características mais comuns foram aquelas associadas ao hábito alimentar (H.detri, H.herb, H.inset, H.invert, H.oniv e H.pisc), posição da boca (B.I, B.ST e B.T), posição na coluna de água (P.B, P.D e P.P) (Fig. 5B) e vários aspectos da história de vida (tamanho de primeira maturação, fecundidade, frequência de desova). No rio altamente alterado (AA), a alta condição nutricional (K) e o cuidado parental (CP) foram os únicos traços dominantes. No rio moderadamente alterado (MA), as espécies de peixes mais comuns tenderam a ser bentônicos (P.B), demersais (P.D), com cuidado parental (CP) e defesa (Def) bem desenvolvidos, com boca inferior (B.I), alto índice de repleção estomacal (IR), ovos grandes (T.Ovo) e desova múltipla (D.Multi). As assembleias de peixes no rio pouco alterado (PA)

foram dominadas por peixes onívoros (H.oniv), migradores (Migr), com grande comprimento padrão (LS), alta fecundidade (Fec) e peixes com fertilização interna (Fec.Int) (Fig. 5B).

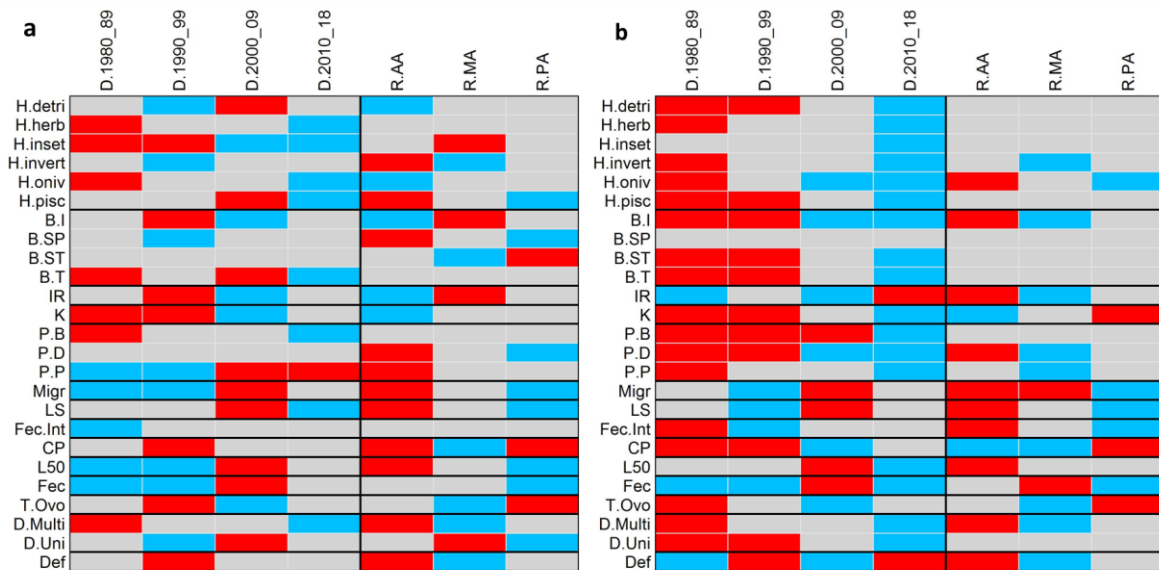


Fig. 5 Relações pareadas da análise de *fourth-corner* das variáveis temporais (décadas) e espaciais (rios) e características funcionais de espécies nativas (a) e não nativas (b). As células azuis indicam relações positivas significativas e as células vermelhas indicam relações negativas significativas. AA = altamente alterado; MA = moderadamente alterado; PA = pouco alterado; H.detri = detritívoro; H.herb = herbívoro; H. inset = insetívoro; H.invert = invertívoro; H.oniv = onívoro; H.pisc = piscívoro; B.I = boca inferior; B.SP = boca superior; B.ST = boca subterminal; B.T = terminal da boca; IR = índice de repleção; K = fator de condição; P.B = bentônico; P.D = demersal; P.P = pelágico; Migr = migrador; LS = comprimento padrão; Fec.Int = fertilização interna; CP = cuidado parental; L50 = tamanho de primeira maturação; Fec = fecundidade; T.Ovo = tamanho do ovo; D.Multi = desova múltipla; D.Uni = desova única; Def = defesa.

Entre as espécies nativas, o índice de riqueza funcional (FRic) tendeu a ser maior no rio PA e menor no rio AA. Embora não houve interações significativas entre os rios e as décadas, FRic tendeu a ser maior nas últimas duas décadas no rio PA. Nos outros dois rios, não houve tendência aparente (Fig. 6A; Tabela 1). Entre as espécies não nativas, FRic aumentou ao longo do tempo nos três rios e foi mais alto no rio MA. No rio AA, FRic foi mais alto durante a segunda década (Fig. 6B). Diferenças significativas foram encontradas entre as décadas ($F=179.9$; $p<0.0001$). A interação entre os rios e as décadas também foi significativa ($F=5.41$; $p<0.0001$; Tabela 1).

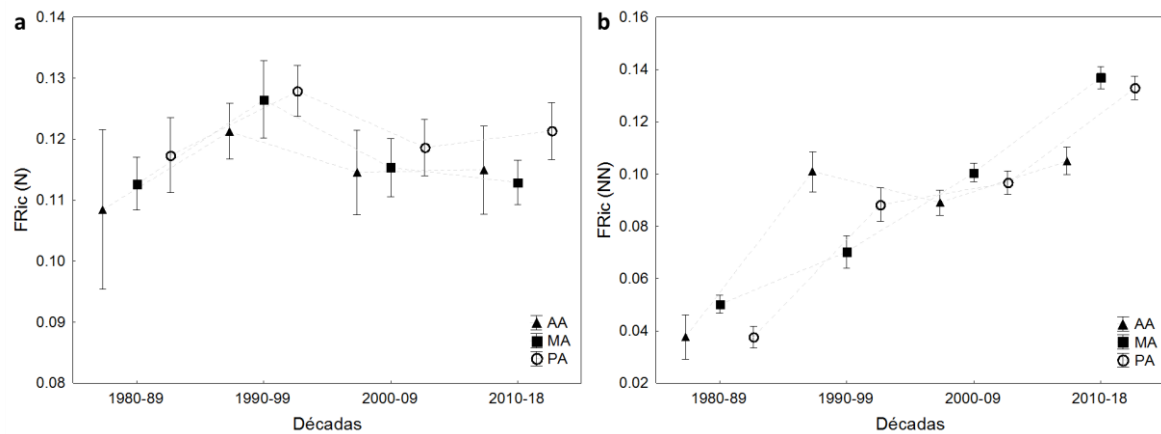


Fig. 6 Valores médios do Índice de Riqueza Funcional (FRic) para espécies nativas (a) e não nativas (b) ao longo do tempo (décadas) e nos três rios (AA, MA, PA) da planície de inundação do alto rio Paraná. AA = altamente alterado; MA = moderadamente alterado; PA = pouco alterado.

O índice de equitabilidade funcional (FEve) de espécies nativas teve tendências de queda ao longo do tempo. Embora sem muita variação entre os três rios, mas revelou diferenças significativas entre as décadas ($F=20,75$; $p<0,0001$; Fig. 7A; Tabela 1). O menor FEve foi para o rio PA durante a segunda década. Entre as espécies não nativas, foram encontradas diferenças significativas entre os rios ($F=11,24$; $p<0,0001$) e décadas ($F=21,21$; $p<0,0001$). FEve diminuiu para os três rios durante as três últimas décadas, sendo menor para o rio AA durante a segunda década do estudo (Fig. 7B; Tabela 1).

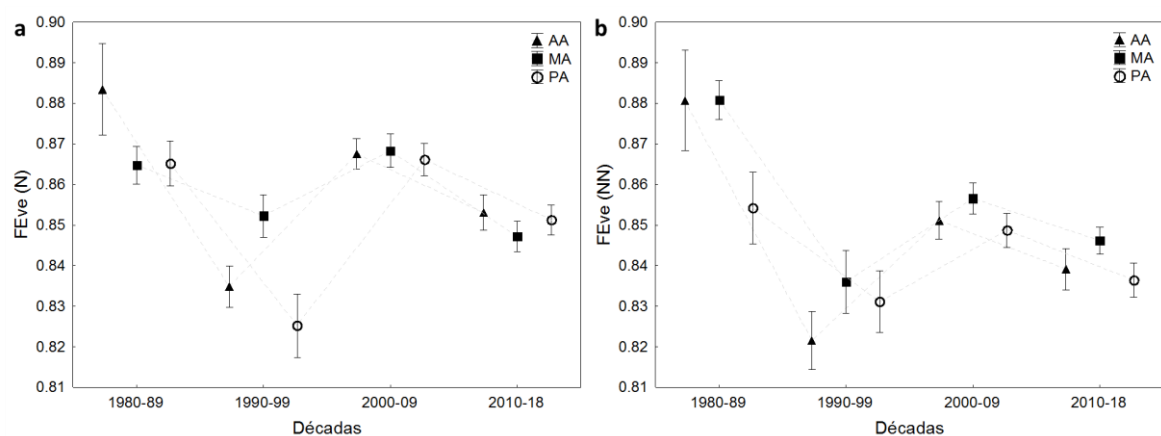


Fig. 7 Valores médios do Índice de Equitabilidade Funcional (FEve) para espécies nativas (a) e não nativas (b) ao longo do tempo (décadas) e nos três rios (AA, MA, PA) da planície de inundação do alto rio Paraná. AA = altamente alterado; MA = moderadamente alterado; PA = pouco alterado.

O índice de divergência funcional (FDiv) de espécies nativas declinou ao longo do tempo e nos três rios, e esse declínio foi maior para o rio AA (Fig. 8A). FDiv revelou diferenças entre as décadas ($F=4,04$; $p=0,0072$) e entre os rios ($F=49,94$; $p<0,0001$) (Tabela 1). Entre as espécies não nativas, o FDiv aumentou ao longo do tempo nos três rios e foi mais alto para o rio AA (Fig. 8B). Diferenças significativas foram encontradas entre os rios ($F=10,636$; $p<0,0001$) e décadas ($F=8,224$; $p<0,0001$). A interação entre os rios e as décadas também foi significativa ($F=5,78$; $p<0,0001$; Tabela 1).

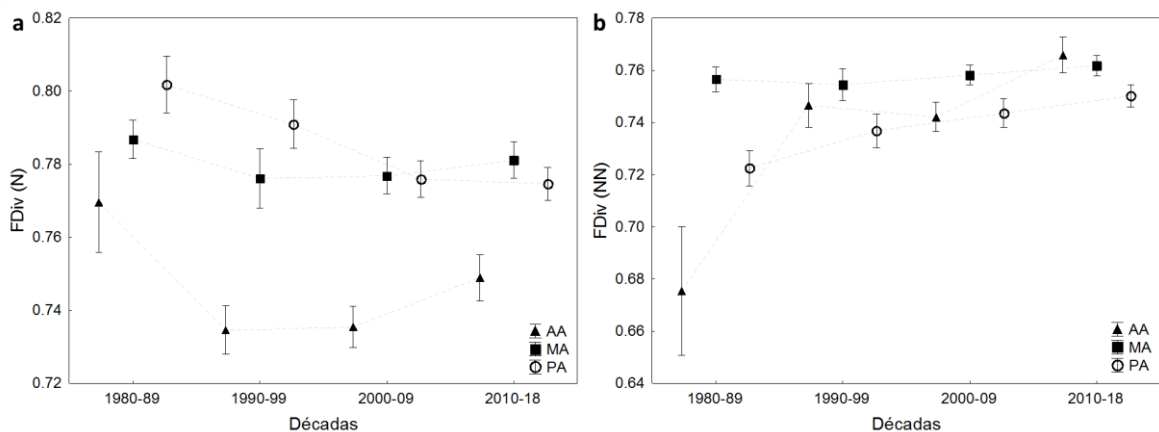


Fig. 8 Valores médios do Índice de Divergência Funcional (FDiv) para espécies nativas (a) e não nativas (b) ao longo do tempo (décadas) e nos três rios (AA, MA, PA) da planície de inundação do alto rio Paraná. AA = altamente alterado; MA = moderadamente alterado; PA = pouco alterado.

O índice de redundância funcional (FRed) de espécies nativas aumentou ao longo do tempo e nos três rios, e esse aumento foi maior no rio AA (Fig. 9A). FRed apresentou diferenças significativas entre os rios ($F=31,10$; $p<0,0001$) e entre as décadas ($F=9,30$; $p<0,0001$; Tabela 1). Entre as espécies não nativas, FRed aumentou para os rios AA e MA, e foi mais alto para o rio AA. No entanto, FRed diminuiu para o rio de PA, durante a segunda década (Fig. 9B). FRed também revelou diferenças significativas entre rios ($F=45,8$; $p<0,0001$) e entre as décadas ($F=14,70$; $p<0,0001$). A interação entre os rios e as décadas também foi significativa ($F=7,80$; $p<0,0001$; Tabela 1).

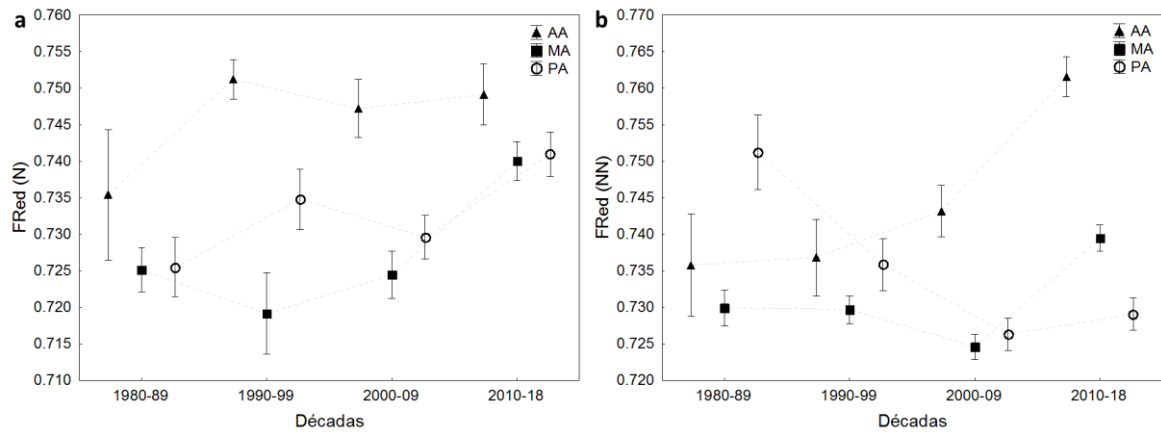


Fig. 9 Valores médios do Índice de Redundância Funcional (FRed) para espécies nativas (a) e não nativas (b) ao longo do tempo (décadas) e nos três rios (AA, MA, PA) da planície de inundação do alto rio Paraná. AA = altamente alterado; MA = moderadamente alterado; PA = pouco alterado.

A entropia quadrática de Rao das espécies nativas decresceu ao longo do tempo e nos três rios. Diferenças significativas foram encontradas entre décadas ($F=5,76$; $p=0,0007$) e entre os rios ($F=20,60$; $p<0,0001$) (Fig. 10A). Essa queda foi maior no rio MA. Entre as espécies não nativas, a entropia quadrática de Rao declinou no rio de AA, mas teve tendências de aumento nos rios MA e PA (Fig. 10B). Diferenças significativas foram encontradas entre os rios ($F=28,83$; $p<0,0001$) e décadas ($F=34,84$; $p<0,0001$). A interação entre os rios e as décadas também foi significativa ($F=9,01$; $p<0,0001$; Tabela 1).

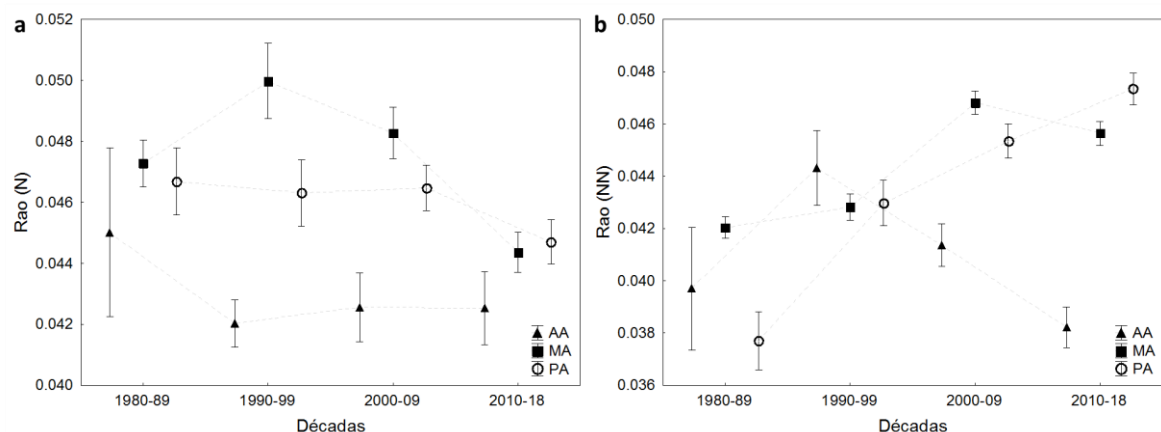


Fig. 10 Valores médios da Entropia quadrática de Rao (Rao) para espécies nativas (a) e não nativas (b) ao longo do tempo (décadas) e nos três rios (AA, MA, PA) da planície de inundação do alto rio Paraná. AA = altamente alterado; MA = moderadamente alterado; PA = pouco alterado.

Tabela 1. Resultados das Análises de Variância Bifatorial (ANOVA-bifatorial) dos índices de diversidade funcional considerando os rios, as décadas e a interação (rio* década). FRic = riqueza funcional; FEve = equitabilidade funcional; FDiv = Divergência funcional; FRed = redundância funcional; Rao = entropia quadrática de Rao.

Espécies Nativas										
	FRic		FEve		FDiv		FRed		Rao	
Rio	F = 2.31	P = 0.0992	F = 0.91	P = 0.4022	F = 49.94	P < 0.0001	F = 31.10	P < 0.0001	F = 20.60	P < 0.0001
Década	F = 2.56	P = 0.0537	F = 20.76	P < 0.0001	F = 4.04	P = 0.0072	F = 9.30	P < 0.0001	F = 5.76	P = 0.0007
Rio*Década	F = 0.14	P = 0.9913	F = 2.15	P = 0.0453	F = 1.74	P = 0.1092	F = 1.70	P = 0.1227	F = 1.89	P = 0.0779
Espécies não nativas										
	FRic		FEve		FDiv		FRed		Rao	
Rio	F = 0.15	P < 0.856	F = 11.24	P < 0.0007	F = 10.64	P < 0.0001	F = 45.80	P < 0.0001	F = 28.83	P < 0.0001
Década	F = 179.9	P < 0.0001	F = 21.20	P < 0.0001	F = 8.22	P < 0.0001	F = 14.70	P < 0.0001	F = 34.84	P < 0.0001
Rio*Década	F = 5.41	P < 0.0001	F = 1.17	P = 0.3203	F = 5.78	P < 0.0001	F = 7.80	P < 0.0001	F = 9.01	P < 0.0001

2.4 Discussão

Os padrões de diversidade funcional apresentaram tendências diferentes para as espécies nativas e não nativas ao longo do tempo e em rios com diferentes graus de alteração. Como esperado, a riqueza funcional diminuiu ao longo do tempo para espécies nativas, e aumentou para espécies não nativas. No entanto, a equitabilidade funcional diminuiu ao longo do tempo para peixes nativos e não nativos. A divergência funcional diminuiu para espécies nativas e aumentou para espécies não nativas ao longo do tempo. A redundância funcional aumentou para espécies nativas ao longo do tempo, mas diminuiu para espécies não nativas no ambiente menos alterado. Como esperado, a entropia quadrática de Rao revelou tendências diferentes para espécies nativas e não nativas ao longo do tempo, indicando que os traços funcionais responsáveis pelo sucesso de espécies não nativas são diferentes daqueles possuídos por espécies nativas.

A distribuição das características funcionais das espécies de peixes nativas e não nativas da planície apresentou mudanças ao longo do tempo. Para espécies nativas de peixes, características funcionais associadas ao hábito alimentar (detritívoro, herbívoro, insetívoro, invertívoro, omnívoro e piscívoro), a posição da boca (inferior, superior e terminal) e o índice de repleção estomacal foram dominantes em quase todo período analisado, exceto na primeira década, enquanto para as não nativas, a maioria dessas características foi dominante apenas na

última década. É possível inferir que nas duas primeiras décadas (início da invasão, após a conclusão da barragem de Itaipu em 1982), as espécies não nativas estavam menos ajustadas do que na última década, quando as populações de espécies não nativas são maiores. Segundo Ahlroth et al., (2003), a pressão de propágulos da população introduzida pode aumentar as chances de sucesso adaptativo no ambiente recém colonizado. A pressão de propágulos das espécies de peixes não nativas na planície de inundação do alto rio Paraná tem aumentado devido a várias ações humanas, como a operação do canal de transposição (Canal da Piracema) desde 2002 (Vitule et al., 2012), atividades de piscicultura e pesca esportiva com iscas vivas (Agostinho et al., 2005; Clavero et al., 2013; Ortega et al., 2015; Pelicice et al., 2017).

A distribuição das características funcionais mais comuns das espécies nativas e não nativas também foi diferente entre os três rios. Para as espécies nativas, características do hábito alimentar (detritívoro, insetívoro e piscívoro) e a posição da boca (inferior, superior e subterminal) e o índice de repleção estomacal foram dominantes entre os três rios, principalmente no rio altamente alterado. Enquanto que para espécies não nativas características como hábito alimentar omnívoro, boca inferior e o índice de repleção estomacal foram dominantes nos rios menos alterados, mas nenhuma das características alimentares foi dominante no rio altamente alterado. Segundo Southwood, (1977) devido a que as variações no habitat impõem restrições às características ecológicas das espécies, as espécies conseguem lidar com as mudanças de habitat sendo generalistas. Isso sugere que espécies nativas são mais generalistas que espécies não nativas, especialmente no ambiente altamente alterado.

O fator de condição foi alto para os peixes nativos e não nativos no rio altamente alterado e durante terceira e quarta década, respectivamente. Segundo Abujanra et al., (2009), fator de condição das espécies de peixes na planície de inundação do alto rio Paraná é melhor em ambientes cujo fluxo é diretamente afetado pela barragem de Porto Primavera, como o rio Paraná. A barragem de Porto Primavera em 1998 também obstruiu as rotas migratórias de peixes (Agostinho et al., 2008; Abujanra et al., 2009). Isso pode explicar o fato de que espécies migratórias nativas e não nativas foram dominantes durante as duas primeiras décadas (anos 80 e 90), antes de a barragem de Porto Primavera começar a operar. Espécies nativas como *Prochilodus lineatus* e *Rhaphiodon vulpinus*, e espécies não nativas como *Pterodoras granulosus* e *Sorubim lima* foram mais abundantes no rio menos alterado. Isso era

esperado, pois essas são espécies migradoras, com grande comprimento padrão e alta fecundidade, e preferem rios livres de barragens como o rio Ivinhema.

Características da história de vida, como cuidado parental bem desenvolvido, tamanho dos ovos e desova múltipla, foram comuns no rio moderadamente alterado tanto para espécies nativas quanto para as não nativas. Isso pode estar associado à baixa transparência nesse rio, pois em habitats com baixa transparência, os peixes e sua prole estão mais protegidos dos predadores visuais (Marcucci et al., 2005; Järvenpää & Lindström, 2011). Existem evidências de que características funcionais reprodutivas, como o cuidado parental, desova múltipla e baixa mobilidade, são preditores de processos de invasão (Moyle, 2006; Agostinho et al., 2015). Na planície de inundação do alto rio Paraná, espécies sedentárias com cuidado parental como *Loricariichthys platymetopon*, *Serrasalmus marginatus* e *Hoplias mbigua*, são exemplos de peixes não nativos bem-sucedidos (Agostinho et al., 2007; Pereira et al., 2017a; Rodrigues et al., 2018).

Nos ecossistemas aquáticos, as estratégias de defesa das espécies contra predadores estão relacionadas às características físicas e químicas da água (Pinto et al., 2012). Por exemplo, em ambientes com alta transparência da água, os predadores visuais conseguem enxergar melhor suas presas, o que significa que as espécies requerem estratégias de defesa menos chamativas, como transparência e aparência prateada, para sobreviver (Johnsson, 2009; Pinto et al., 2012). Neste estudo, para espécies nativas e não nativas, a capacidade de defesa associada a características morfológicas, como a presença de espinhos, estruturas venenosas ou armaduras, foi dominante no ambiente moderadamente alterado, o que permite inferir que os peixes com essas adaptações morfológicas preferem ambientes com baixa transparência, como o rio Baía.

A riqueza funcional, que representa o tamanho do espaço funcional ocupado por uma assembleia de espécies independente da sua abundância, responde a vários níveis de perturbação através da filtragem de características da comunidade (Villéger et al., 2010; Mouillot et al., 2013; Kuczynski et al., 2018; Shuai et al., 2018; Zhao et al., 2019). O estudo realizado por Oliveira et al., (2018) com as espécies de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná, considerando dados antes e após a construção da barragem de Porto Primavera, mostrou que a riqueza funcional diminuiu nos rios Baía e Paraná e aumentou ligeiramente em o rio Ivinhema. Nos encontramos que a riqueza funcional das espécies nativas ao longo do tempo e em rios com diferentes graus de alteração, diminuiu levemente,

sendo mais evidente no rio moderadamente alterado e na última década, enquanto para as espécies não nativas a riqueza funcional teve um aumento ao longo do tempo e nos três rios, sendo essa tendência mais pronunciada no rio moderadamente alterado. Isso permite inferir que espécies não nativas podem estar substituindo gradualmente as espécies nativas (Shuai et al., 2018), especialmente no ambiente moderadamente alterado, onde a riqueza funcional das espécies nativas foi menor. Embora a riqueza funcional tenha aumentado para espécies não nativas ao longo do tempo, houve um declínio desse índice para o rio altamente alterado nas últimas duas décadas. Isso pode ser explicado pelo fato de que quanto maior a perturbação, mais traços funcionais serão filtrados e isso diminui a riqueza funcional (Cornwell et al., 2006; Flynn et al., 2009; Mouillot et al., 2013).

Equitabilidade funcional, entendida como homogeneidade na distribuição da abundância de espécies em um espaço funcional (Villéger et al., 2010), teve tendências decrescentes para as espécies nativas e não nativas nos três rios e ao longo do tempo. Segundo Villéger et al., 2008, a adição de espécies pode diminuir a equitabilidade funcional, pois esse índice considera abundâncias relativas das espécies. Neste estudo, a abundância de espécies de peixes nativas e não nativas aumentou nos três rios ao longo do tempo, o que pode se relacionar ao declínio da equitabilidade funcional. Esse declínio da equitabilidade funcional sugere que entre espécies de peixes nativas e não nativas, algumas partes do espaço de nicho, embora ocupadas, são subutilizadas (Mason et al., 2005). A divergência funcional e a equitabilidade funcional consideram a distribuição da abundância de espécies no espaço funcional, no entanto, a divergência funcional pode mudar sem alterações na equitabilidade funcional (Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008). A alta divergência funcional reflete um alto grau de diferenciação de nicho e isso pode reduzir a competição por recursos (Mason et al., 2005). Nós encontramos que a divergência funcional diminuiu para espécies nativas ao longo do tempo, enquanto aumentou para espécies não nativas. Assim, é possível que entre as espécies não nativas exista maior diferenciação de nicho e, portanto, o uso dos recursos é mais eficiente entre as espécies não nativas do que entre as nativas, onde provavelmente há mais competição. A entropia quadrática de Rao, que mede as distâncias entre pares aleatórios de espécies (Petchey & Gaston, 2006), declinou para espécies nativas nos três rios ao longo do tempo, enquanto que para espécies não nativas aumentou nos rios menos alterados e declínio no rio altamente alterado. Segundo Ricotta et al., 2016, a alta entropia quadrática de Rao indica elevada dissimilaridade entre os pares aleatórios de espécies. Isso sugere que espécies não nativas são funcionalmente diferentes nos rios menos

alterados, enquanto espécies nativas são mais semelhantes nos três rios. A equitabilidade funcional, a divergência funcional e a entropia quadrática de Rao são inversamente proporcionais à intensidade da perturbação (Rao, 1982; Botta-Dukát, 2005; Villéger et al., 2010; Mouillot et al., 2013; Ricotta et al., 2016). Neste estudo, os maiores declínios desses índices ocorreram, na maioria das vezes, no rio altamente alterado. Esses resultados foram encontrados no estudo de Baumgartner et al., (2018), na planície de inundação do alto rio Paraná, onde foi observado que a intensidade da perturbação (relacionada ao regime hidrológico) levou ao declínio na equitabilidade funcional, a divergência funcional e a entropia quadrática de Rao.

A redundância funcional, baseada na ideia de que várias espécies podem desempenhar funções semelhantes nas comunidades e ecossistemas, está relacionada à teoria da similaridade limitante (Córdova-Tapia & Zambrano, 2015). Segundo Mouillot et al., (2007), quando a filtragem de características predomina sobre a similaridade limitante, é esperado que a redundância funcional aumente. Nós encontramos que a redundância funcional das espécies nativas aumentou nos três rios ao longo do tempo, enquanto que para espécies não nativas a redundância funcional aumentou nos rios altamente e moderadamente alterado, mas diminuiu no rio pouco alterado. Para as espécies nativas e não nativas, a redundância funcional foi maior no rio altamente alterado. Isso sugere que o aumento da população de espécies não nativas ao longo do tempo pode estar estimulando a filtragem de características em ambos os grupos de espécies, sendo esse processo menos intenso no ambiente pouco alterado e mais intenso no ambiente altamente alterado, onde o nível de perturbação por barragens é maior. Resultados similares foram encontrados no estudo de Oliveira et al. (2018), na planície de inundação do alto rio Paraná, onde foi observado o aumento na redundância funcional nos rios Paraná, Baía e Ivinhema após a construção da barragem de Porto Primavera.

Documentar e interpretar a diversidade funcional aprimora a compreensão da ecologia das comunidades e dos mecanismos pelos quais as espécies introduzidas afetam os processos do ecossistema. Neste estudo, a comparação da diversidade funcional de espécies de peixes nativos e não nativos ao longo do tempo e em habitats com diversos graus de alteração do fluxo nos permitiu inferir possíveis impactos de espécies não nativas e vulnerabilidades de espécies nativas, como por exemplo a abundância. Conclui-se as espécies de peixes não nativos da planície de inundação do alto rio Paraná, estão afetando negativamente as espécies nativas, a traves de alterações nos padrões de diversidade funcional, tais como riqueza,

divergência e redundância funcional. Essa é uma grande preocupação, uma vez que tem sido demonstrado que a diversidade funcional dos peixes afeta a estrutura e a função do ecossistema aquático. A diversidade de características funcionais e a riqueza de espécies são necessárias para manter o equilíbrio do ecossistema, pelo qual, uma abordagem integral pode ajudar na conservação da biodiversidade (Villéger et al., 2010; Córdova-Tapia & Zambrano, 2015).

REFERÊNCIAS

- Abell, R., M. L. Thieme, C. Revenga, M. Bryer, M. Kottelat, N. Bogutskaya, B. Coad, N. Mandrak, S. C. Balderas, W. Bussing, M. L. J. Stiassny, P. Skelton, G. R. Allen, P. Unmack, A. Naseka, R. Ng, N. Sindorf, J. Robertson, E. Armijo, J. V. Higgins, T. J. Heibel, E. Wikramanayake, D. Olson, H. L. López, R. E. Reis, J. G. Lundberg, M. H. S. Pérez, & P. Petry, 2008. Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience* 58: 403–414, <https://academic.oup.com/bioscience/article/58/5/403/234819>.
- Abrams, P., 1983. The theory of limiting similarity. *Annual review of ecology and systematics*. Vol. 14 14: 359–376.
- Abujanra, F., A. Agostinho, & N. Hahn, 2009. Effects of the flood regime on the body condition of fish of different trophic guilds in the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 69: 469–479.
- Agostinho, A. A., L. C. Gomes, & F. M. Pelicice, 2007. *Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil*. Eduem, Maringá.
- Agostinho, A. A., L. C. Gomes, N. C. L. Santos, J. C. G. Ortega, & F. M. Pelicice, 2016. Fish assemblages in Neotropical reservoirs: Colonization patterns, impacts and management. *Fisheries Research Elsevier B.V.* 173: 26–36, <http://dx.doi.org/10.1016/j.fishres.2015.04.006>.
- Agostinho, A. A., H. F. Julio Jr, & M. Petrere Jr, 1994. Itaipu Reservoir (Brazil) : Impacts of the Impoundment on the Fish Fauna and Fisheries In Cowx, I. G. (ed), *Rehabilitation of Freshwater Fisheries*. Inglaterra: 117–184.
- Agostinho, A. A., H. I. Suzuki, R. Fugi, D. C. Alves, L. H. Tonella, & L. A. Espindola, 2015. Ecological and life history traits of *Hemiodus orthonops* in the invasion process: looking for clues at home. *Hydrobiologia* 746: 415–430.

- Agostinho, A. A., S. M. Thomaz, & L. C. Gomes, 2005. Conservation of the biodiversity of Brazil's inland waters. *Conservation Biology* 19: 646–652.
- Agostinho, A. A., S. M. Thomaz, C. V. Minte-Vera, & K. O. Winemiller, 2000. Biodiversity in the High Parana River In Gopal, W. J. J., & J. A. Davis (eds), *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden: 89–118.
- Agostinho, A., F. Pelicice, & L. Gomes, 2008. Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Brazilian Journal of Biology* 68: 1119–1132.
- Agostinho, C. S., N. S. Hahn, & E. E. Marques, 2003. Patterns of food resource use by two congeneric species of piranhas (*Serrasalmus*) on the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia* 63: 177–182.
- Agostinho, C. S., & H. F. Júlio Jr, 2002. Observation of an invasion of the piranha *Serrasalmus marginatus* Valenciennes, 1847 (Osteichthyes, Serrasalminae) into the Upper Paraná River, Brazil. *Acta Scientiarum - Biological and Health Sciences* 24: 391–395.
- Ahlroth, P., R. V. Alatalo, A. Holopainen, T. Kumpulainen, & J. Suhonen, 2003. Founder population size and number of source populations enhance colonization success in waterstriders. *Oecologia* 137: 617–620.
- Allen, C. R., K. T. Nemecek, D. A. Wardwell, J. D. Hoffman, M. Brust, K. L. Decker, D. Fogell, J. Hogue, A. Lotz, T. Miller, M. Pummill, L. E. Ramirez-Yañez, & D. R. Uden, 2013. Predictors of regional establishment success and spread of introduced non-indigenous vertebrates. *Global Ecology and Biogeography* 22: 889–899.
- Alpert, P., 2006. The advantages and disadvantages of being introduced. *Biological Invasions* 8: 1523–1534.
- Alves, G. H. Z., V. M. Cioneck, G. I. Manetta, L. H. R. Pazianoto, & E. Benedito, 2020. Stable isotopes reveal niche segregation between native and non-native *Hoplias* in a Neotropical floodplain. *Freshwater Fish* 1–9.
- Alves, G. H. Z., B. R. S. Figueiredo, G. I. Manetta, P. A. Sacramento, R. M. Tófoli, & E. Benedito, 2017. Trophic segregation underlies the coexistence of two piranha species after the removal of a geographic barrier. *Hydrobiologia* 797: 57–68.
- Balassa, G. C., R. Fugli, N. S. Hahn, & A. B. Galina, 2004. Dieta de espécies de *Anostomidae*

(Teleostei , Characiformes) na área de influência do reservatório de Manso , Mato Grosso , Brasil. *Iheringia. Série Zoologia* 94: 77–82.

Bampfyld, C. J., & M. A. Lewis, 2007. Biological control through intraguild predation: Case studies in pest control, invasive species and range expansion. *Bulletin of Mathematical Biology*. .

Banha, F., & P. M. Anastácio, 2015. Live bait capture and crayfish trapping as potential vectors for freshwater invasive fauna. *Limnologica Elsevier GmbH*. 51: 63–69, <http://dx.doi.org/10.1016/j.limno.2014.12.006>.

Baumgartner, M. T., A. G. de Oliveira, A. A. Agostinho, & L. C. Gomes, 2018. Fish functional diversity responses following flood pulses in the upper Paraná River floodplain. *Ecology of Freshwater Fish* 1–10.

Blanchet, S., G. Loot, G. Grenouillet, & S. Brosse, 2007. Competitive interactions between native and exotic salmonids: A combined field and laboratory demonstration. *Ecology of Freshwater Fish* 16: 133–143.

Bøhn, T., & P. A. Amundsen, 2001. The competitive edge of an invading specialist. *Ecology* 82: 2150–2163.

Bøhn, T., P. A. Amundsen, & A. Sparrow, 2008. Competitive exclusion after invasion?. *Biological Invasions* 10: 359–368.

Bonetto, A. A., 1986. The Parana River system In Davies, B. R., & K. F. Walker (eds), *The Ecology of River Systems. Monographiae Biologicae*. Dr. Junk, Dordrecht: 541–589.

Botta-Dukát, Z., 2005. Rao ' s quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16: 533–540.

Cao, X., L. Chai, D. Jiang, J. Wang, Y. Liu, & Y. uang, 2018. Loss of biodiversity alters ecosystem function in freshwater streams : potential evidence from benthic macroinvertebrates. *Ecosphere* 9: e02445.

Carey, M. P., & D. H. Wahl, 2010. Native fish diversity alters the effects of an invasive species on food webs. *Ecology* 91: 2965–2974.

Casimiro, A. C. R., D. A. Z. Garcia, A. D. A. Costa, J. R. Britton, & M. L. Orsi, 2017. Impoundments facilitate a biological invasion: Dispersal and establishment of non-native

- armoured catfish *Loricariichthys platymetopon* (Isbrückler & Nijssen, 1979) in a neotropical river. *Limnologia Elsevier GmbH*. 62: 34–37, <http://dx.doi.org/10.1016/j.limno.2016.11.001>.
- Casimiro, C. A. R., D. A. Z. Garcia, A. P. Vidotto-magnoni, J. R. Britton, A. A. Agostinho, F. S. De Almeida, & M. L. Orsi, 2018. Escapes of non-native fish from flooded aquaculture facilities: the case of Paranapanema River, southern Brazil. *Zoologia* 4689: 2011–2016.
- Charles Darwin, 1859. *On the Origin of Species*. J. Murray, London.
- Cianciaruso, M. V., I. A. Silva, & M. A. Batalha, 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica* 9: 93–103.
- Clavero, M., V. Hermoso, E. Aparicio, & F. N. Godinho, 2013. Biodiversity in heavily modified waterbodies: native and introduced fish in Iberian reservoirs. *Freshwater Biology* 58: 1190–1201.
- Cleveland, A., 1994. Nest site habitat preference and competition in *Gasterosteus aculeatus* and *G. wheatlandi*. *Copeia* 3: 698–704.
- Colautti, R. I., & H. J. MacIsaac, 2004. A neutral terminology to define ‘invasive’ species. *Diversity and Distributions* 10: 135–141.
- Colautti, R. I., J. D. Parker, M. W. Cadotte, P. Pyšek, C. S. Brown, D. F. Sax, & D. M. Richardson, 2014. Quantifying the invasiveness of species. *NeoBiota* 27: 7–27.
- Colin, N., S. Villéger, M. Wilkes, A. De Sostoa, & A. Maceda-veiga, 2018. Functional diversity measures revealed impacts of non-native species and habitat degradation on species-poor freshwater fish assemblages. *Science of the Total Environment Elsevier B.V.* 625: 861–871, <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.12.316>.
- Córdova-Tapia, F., & L. Zambrano, 2015. La diversidad funcional en la ecología de comunidades F. *Ecosistemas revista científica de ecología y medio ambiente* 24: 78–87.
- Cornwell, W. K., D. W. Schilck, & D. D. Ackerly, 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 86: 1465–1471.
- Cucherousset, J., & J. D. Olden, 2011. Ecological impacts of non-native freshwater fishes. *Fisheries* 36: 215–230.
- D’Amato, M. E., M. M. Esterhuyse, B. C. W. Van Der Waal, D. Brink, & F. A. M. Volckaert, 2007. Hybridization and phylogeography of the Mozambique tilapia *Oreochromis*

- mossambicus* in southern Africa evidenced by mitochondrial and microsatellite DNA genotyping. *Conservation Genetics* 8: 475–488.
- Darrigran, J. O., 2009. Governabilidade dos recursos hídricos e as bioinvasões In Damborenea, D. G. & C. (ed), *Introdução a biologia das invasões. O mexilhão dourado na América do Sul: biologia, dispersão, impacto, prevenção e controle.* : 141–154.
- Diehl, S., & P. Eklov, 1995. Effects of piscivore-mediated habitat use on resources, diet, and growth of perch. *Ecology* 76: 1712–1726.
- Dray, S., P. Choler, S. Dolédec, P. R. Peres-Neto, W. Thuiller, S. Pavoine, & C. J. F. Ter Braak, 2014. Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology* 95: 14–21.
- Elton, C. S., 1958. *The ecology of invasions by plants and animals.* Methuen, London.
- Espínola, L. A., & H. F. Júlio Junior, 2007. Espécies invasoras: concertos, modelos e atributos. *Interciencia* 32: 580–585.
- Fitzgerald, D. B., M. Tobler, & K. O. Winemiller, 2016. From richer to poorer: successful invasion by freshwater fishes depends on species richness of donor and recipient basins. *Global change biology* 22: 2440–2450.
- Flynn, D. F. B., N. Molinari, B. B. Lin, & M. M. Mayfield, 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* 12: 22–33.
- Fridley, J. D., J. J. Stachowicz, S. Naeem, D. F. Sax, E. W. Seabloom, M. D. Smith, & T. J. Stohlgren, 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *The Ecological Society of America* 88: 3–17.
- Froese, R., 2006. Cube law, condition factor and weight-length relationships: History, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology* 22: 241–253.
- Froese, R., & D. Pauly, 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. , www.fishbase.org.
- Gamfeldt, L., H. Hillebrand, & P. R. Jonsson, 2008. Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology* 89: 1223–1231.
- García-Berthou, E., 2007. The characteristics of invasive fishes: What has been learned so far?. *Journal of Fish Biology* 71: 33–55.

- Garcia, D. A. Z., M. C. Hernandez, Â. T. Silva-Souza, & M. L. Orsi, 2015. Establishment of non-native predator (Pisces, Erythrinidae) in a tributary of the Upper Paraná River basin, south Brazil. *Neotropical Biology and Conservation* 10: 177–181.
- Gause, G. F., 1934. *The struggle for existence* [10]. Hafner Pub. Co., New York.
- Gois, K. S., F. M. Pelicice, L. C. Gomes, & A. A. Agostinho, 2015. Invasion of an Amazonian cichlid in the Upper Parana River: facilitation by dams and decline of a phylogenetically related species. *Hydrobiologia* 746: 401–413.
- Gomes, L. C., & A. A. Agostinho, 1997. Influence of the flooding regime on the nutritional state and juvenile recruitment of the curimba, *Prochilodus scrofa*, Steindachner, in upper Paraná River, Brazil. *Fisheries Management and Ecology* 4: 263–274.
- Gozlan, R. E., J. R. Britton, I. Cowx, & G. H. Copp, 2010. Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology* 76: 751–786.
- Gozlan, R. E., E. J. Peeler, M. Longshaw, S. St-Hilaire, & S. W. Feist, 2006. Effect of microbial pathogens on the diversity of aquatic populations, notably in Europe. *Microbes and Infection* 8: 1358–1364.
- Grabowska, J., & M. Przybylski, 2015. Life-history traits of non-native freshwater fish invaders differentiate them from natives in the Central European bioregion. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 25: 165–178.
- Granzotti, R. V., L. E. Miranda, A. A. Agostinho, & L. C. Gomes, 2018. Downstream impacts of dams: shifts in benthic invertivorous fish assemblages. *Aquatic Sciences Springer International Publishing* 80: 1–14, <http://dx.doi.org/10.1007/s00027-018-0579-y>.
- Guidelli, G., W. L. G. Tavechio, R. M. Takemoto, & G. C. Pavanelli, 2006. Fauna parasitária de *Leporinus lacustris* e *Leporinus friderici* (Characiformes, Anostomidae) da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum - Biological Sciences* 28: 281–290.
- Hardin, G., 1960. The Competitive Exclusion Principle. *Science* 131: 1292–1297.
- Havel, J. E., C. E. Lee, & M. J. Vander Zanden, 2005. Do Reservoirs facilitate invasions into landscapes?. *Bio Science* 55:.
- Hill, A. M. O., & A. J. E. Smith, 1976. Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *TAXON* 25: 249–255.

- Hillebrand, H., & B. Matthiessen, 2009. Biodiversity in a complex world : consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters* 12: 1405–1419.
- Hixon, M. A., 1980. Competitive Interactions between California Reef Fishes of the Genus *Embiotoca*. *Ecology* 61: 918–931.
- Hutchinson, G. E., 1953. Academy of natural sciences. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 105: 1–12.
- Järvenpää, M., & K. Lindström, 2011. Algal blooms decrease care but increase egg survival in a fish with paternal care. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 2023–2028.
- Johnson, P. T., J. D. Olden, & M. J. Vander Zanden, 2008. Dam invaders : impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 357–363.
- Johnsson, J. I., 2009. Behavioural defenses in fish In Zaccone, G., C. Perrière, A. Mathis, & B. G. Kapoor (eds), *Fish defenses*. Science Publishers, Jersey: 394.
- Júlio Jr, H. F., C. Dei Tós, A. A. Agostinho, & C. S. Pavanelli, 2009. A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the upper rio Paraná basin. *Neotropical Ichthyology* 7: 709–718.
- Kuczynski, L., J. Côte, A. Toussaint, S. Brosse, L. Buisson, & G. Grenouillet, 2018. Spatial mismatch in morphological, ecological and phylogenetic diversity, in historical and contemporary European freshwater fish faunas. *Ecography* 41: 1665–1674.
- Laliberté, E., P. Legendre, & B. Shipley, 2014. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package. , <http://www.elaliberte.info/publications>.
- Lanari, M. D. O., & R. Coutinho, 2010. Biodiversidade e funcionamento de ecossistemas: síntese de um paradigma e sua expansão em ambientes marinhos. *Oecologia Australis* 14: 959–988.
- Langeani, F., R. M. C. Castro, O. T. Oyakawa, O. A. Shibatta, C. S. Pavanelli, & L. Casatti, 2007. Diversidade da ictiofauna do Alto Rio Paraná : composição atual e perspectivas futuras Introdução O Alto Paraná é área complexa devido às atividades tectônicas. *Biota Neotropica* 7: 181–197.

- Latini, A. O., & M. Petrere Jr., 2004. Reduction of a native fish fauna by alien species: an example from Brazilian freshwater tropical lakes. *Fisheries Management and Ecology* 11: 71–79.
- Legendre, P., & S. Dray, 2008. Testing the species traits-environment relationships: the Fourth-Corner Problem Revisited. *Ecology* 89: 3400–3412, <http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/08-0349.1>.
- Legendre, P., & L. Legendre, 1998. *Numerical ecology*. Elsevier Science, Amsterdam.
- Legendre, P., & L. Legendre, 2012. *Numerical ecology*. Elsevier, Montréal.
- Li, S. peng, M. W. Cadotte, S. J. Meiners, Z. shuang Hua, H. yue Shu, J. tian Li, & W. sheng Shu, 2015. The effects of phylogenetic relatedness on invasion success and impact: Deconstructing Darwin’s naturalisation conundrum. *Ecology Letters* 18: 1285–1292.
- Liew, J. ia H., H. H. Tan, & D. C. J. Yeo, 2016. Dammed rivers : impoundments facilitate fish invasions. .
- Lockwood, J. L., P. Cassey, & T. Blackburn, 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 223–228.
- MacArthur, R., & R. Levins, 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377–385.
- Mack, R. N., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout, & F. A. Bazzaz, 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10: 689.
- MacNeil, C., & J. Prenter, 2000. Differential microdistributions and interspecific interactions in coexisting native and introduced *Gammarus* spp. (Crustacea: Amphipoda). *Journal of Zoology* 251: 377–384.
- Marcucci, K. M. I., M. L. Orsi, & O. A. Shibatta, 2005. Abundância e aspectos reprodutivos de *Loricariichthys platymetopon* (Siluriformes, Loricariidae) em quatro trechos da represa Capivara, médio rio Paranapanema. *Iheringia. Série Zoologia* 95: 197–203.
- Mason, N. W. H., D. Mouillot, W. G. Lee, & J. B. Wilson, 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112–118.

- McCune, B., & J. B. Grace, 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MjM software design, Gleneden Beach.
- McDowall, R. M., 2006. Crying wolf, crying foul, or crying shame: Alien salmonids and a biodiversity crisis in the southern cool-temperate galaxioid fishes?. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 16: 233–422.
- Mori, A. S., T. Furukawa, & T. Sasaki, 2013. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biological Reviews* 88: 349–364.
- Mouillot, D., O. Dumay, & J. A. Tomasini, 2007. Limiting similarity , niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71: 443e456.
- Mouillot, D., N. A. J. Graham, S. Villéger, N. W. H. Mason, & D. R. Bellwood, 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 167–177.
- Moyle, P. B., 2006. *Predicting Invasion Success : Freshwater Fishes in California as a Model*. *Bioscience* 56: 515–524.
- Muniz, C. M., M. J. M. Ganassin, A. A. Agostinho, & L. C. Gomes, 2019. Spatial and environmental factors predict the composition of non-native fish assemblages in Neotropical reservoirs. *Biological Invasions Springer International Publishing* 22: 499–508, <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02105-7>.
- Nordheimer, R., & J. M. Jeschke, 2018. Disturbance Hypothesis In Jeschke, J. M., & T. Heger (eds), *Invasion Biology: Invasion Biology Hypotheses and Evidence*. CABI, Boston: 177.
- Olden, J. D., N. L. Poff, & K. R. Bestgen, 2006. Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado River Basin. *Ecological Monographs* 76: 1–7.
- Oliveira, A. G., M. T. Baumgartner, L. C. Gomes, R. M. Dias, & A. A. Agostinho, 2018. Long-term effects of flow regulation by dams simplify fish functional diversity. *Freshwater Biology* 63: 293–305.
- Orsi, M. L., & A. A. Agostinho, 1999. Introdução de espécies de peixes por escapes acidentais de tanques de cultivo em rios da Bacia do Rio Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 16: 557–560.

- Orsi, M. L., & J. R. Britton, 2014. Long-term changes in the fish assemblage of a neotropical hydroelectric reservoir. *Journal of Fish Biology* 86: 1964–1970.
- Ortega, J. C. G., H. F. Júlio, L. C. Gomes, & A. A. Agostinho, 2015. Fish farming as the main driver of fish introductions in Neotropical reservoirs. *Hydrobiologia* 746: 147–158.
- Ota, R. R., G. de C. Deprá, W. J. Graça, & C. S. Pavanelli, 2018. Ten years after “Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes”: revised, annotated and updated. 16: 109.
- Pavoine, S., 2020. adiv: Analysis of Diversity. , <https://cran.r-project.org/package=adiv>.
- Peláez, O., 2019. Changes in taxonomic composition result in changes in traits composition across time and space in Neotropical fishes. Universidade Estadual de Maringá.
- Peláez, O., & C. S. Pavanelli, 2018. Environmental heterogeneity and dispersal limitation explain different aspects of β -diversity in Neotropical fish assemblages. *Freshwater Biology* 64: 497–505.
- Pelicice, F. M., V. M. . Azevedo-santos, J. R. S. Vitule, M. L. Orsi, D. P. Lima Jr., A. L. B. Magalhães, P. S. Pompeu, M. Petrere Jr., & A. A. Agostinho, 2017. Neotropical freshwater fishes imperilled by unsustainable policies. *Fish and Fisheries* 1–15.
- Pelicice, F. M., J. R. S. Vitule, D. P. Lima Junior, M. L. Orsi, & A. A. Agostinho, 2014. A serious new threat to brazilian freshwater ecosystems: The naturalization of nonnative fish by decree. *Conservation Letters* 7: 55–60.
- Pereira, L. S., A. A. Agostinho, & L. C. Gomes, 2015. Eating the competitor: a mechanism of invasion. *Hydrobiologia* 746: 223–231.
- Pereira, L. S., F. T. Mise, L. F. C. Tencatt, M. T. Baumgartner, & A. A. Agostinho, 2017a. Is coexistence between non-native and native Erythrinidae species mediated by niche differentiation or environmental filtering? A case study in the upper Paraná River floodplain. *Neotropical Ichthyology* 15: e160142.
- Pereira, L. S., F. T. Mise, L. F. C. Tencatt, M. T. Baumgartner, & A. A. Agostinho, 2017b. Is coexistence between non-native and native Erythrinidae species mediated by niche differentiation or environmental filtering? A case study in the upper Paraná River floodplain. *Neotropical Ichthyology* 15: 1–12, http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1679-

62252017000200218&lng=en&tlng=en.

Pereira, L. S., R. de A. F. Neves, I. C. Miyahira, B. Kozlowsky-Suzuki, C. W. C. Branco, J. C. de Paula, & L. N. dos Santos, 2018. Non-native species in reservoirs: how are we doing in Brazil?. *Hydrobiologia* Springer International Publishing 817: 71–84, <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3446-2>.

Petchey, O. L., & K. J. Gaston, 2006. Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741–758.

Philippsen, J. S., M. Hauser, & E. Benedito, 2015. Isotopic niches of sympatric native and exotic fish species in a neotropical floodplain. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 87: 825–833.

Pinto, L., L. Rattis, T. Calaça, & B. Travassos, 2012. Ocorrência de grupos funcionais de peixes em dois rios amazônicos com diferentes transparências de águas In Peixoto, P. E. C., & P. E. D. Bobrowiec (eds), Livro do curso Ecologia da Floresta Amazônica. PDBFF/INPA, Manaus: 90.

Polania, C., L. Pla, & F. Casanoves, 2011. Diversidad funcional y servicios ecosistémicos In Casanoves, F., L. Pla, & J. A. Di Rienzo (eds), Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. Turrialba: 105.

Pombo, M., M. R. Denadai, & A. Turra, 2013. Seasonality, dietary overlap and the role of taxonomic resolution in the study of the diet of three congeneric fishes from a tropical bay. *PLoS ONE* 8: 1–10.

R Core Team, 2019. The R Project for Statistical Computing. , <https://www.r-project.org/>.

Rabuffetti, A. P., E. Abrial, L. A. Espínola, M. L. Amsler, E. G. Eberle, M. C. M. Blettler, & A. R. Paira, 2017. Influence of hydrology on the fish body condition in a large subtropical floodplain. *Neotropical Ichthyology* 15: 1–10.

Rahel, F. J., 2007. Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater Biology* 52: 696–710.

Rao, C. R., 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical Population Biology* 21: 24–43.

Ribeiro, F., B. Elvira, M. J. Collares-Pereira, & P. B. Moyle, 2008. Life-history traits of non-

native fishes in Iberian watersheds across several invasion stages: A first approach. *Biological Invasions* 10: 89–102.

Richardson, D. M., P. P. Y. S. Ek, M. Rejmánek, M. G. Barbour, F. D. Panetta, & C. J. West, 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93–107.

Ricklefs, R. E., & D. Schluter, 1993. Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives. .

Ricotta, C., F. de Bello, M. Moretti, M. Caccianiga, B. E. L. Cerabolini, & S. Pavoine, 2016. Measuring the functional redundancy of biological communities: a quantitative guide. *Methods in Ecology and Evolution* 7: 1386–1395.

Rodrigues, A. C., H. S. de Santana, M. T. Baumgartner, & L. C. Gomes, 2018. Coexistence between native and nonnative species: the invasion process and adjustments in distribution through time for congeneric piranhas in a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia* 817: 279–291.

Sagouis, A., J. Cucherousset, S. Villéger, F. Santoul, & S. Boulêtreau, 2015. Non-native species modify the isotopic structure of freshwater fish communities across the globe. *Ecography* 38: 979–985.

Sampaio, A. B., & I. B. Schmidt, 2013. Espécies exóticas invasoras em unidades de conservação federais do Brasil. *Biodiversidade Brasileira* 2: 32–49.

Santos, L. N., A. A. Agostinho, A. F. G. N. Santos, & E. García-Berthou, 2019. Reconciliation ecology in Neotropical reservoirs: can fishing help to mitigate the impacts of invasive fishes on native populations?. *Hydrobiologia* 826: 183–193.

Santos, L. N., E. García-Berthou, A. A. Agostinho, & J. D. Latini, 2011. Fish colonization of artificial reefs in a large Neotropical reservoir: Material type and successional changes. *Ecological Applications* 21: 251–262.

Sharma, S., M. J. Vander Zanden, J. J. Magnuson, & J. Lyons, 2011. Comparing climate change and species invasions as drivers of coldwater fish population extirpations. *PLoS ONE* 6:.

Shuai, F., S. Lek, X. Li, & T. Zhao, 2018. Biological invasions undermine the functional diversity of fish community in a large subtropical river. *Biological Invasions* Springer

International Publishing 20: 2981–2996, <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1751-y>.

Smith, W. S., E. L. G. Espínola, & O. Rocha, 2005. As introduções de espécies de peixes exóticos e alóctones em bacias hidrográficas brasileiras In Rocha, O., E. L. G. Espíndola, N. Fenerich-Verani, R. J. Verani, & A. C. Riet-Zler (eds), *Espécies invasoras de águas doces: estudo de caso e propostas de manejo*. Editora da Universidade Federal de São Carlos, São Carlos: 25–44.

Southwood, T. R. E., 1977. Habitat, the templet for ecological strategies?. *Journal of Animal Ecology* 46: 336–365.

StatSoft, I., 2014. STATISTICA (data analysis software system). , www.statsoft.com.

Tilman, D., 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Tingley, R., B. L. Phillips, & R. Shine, 2011. Establishment Success of Introduced Amphibians Increases in the Presence of Congeneric Species. *American Naturalist* 177: 382–388.

Villéger, S., N. W. H. Mason, & D. Mouillot, 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290–2301.

Villéger, S., J. R. Miranda, D. F. Hernández, & D. Mouillot, 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20: 1512–1522.

Vitule, J. R. S., C. A. Freire, & D. Simberloff, 2009. Introduction of non-native freshwater fish can certainly be bad. *Fish and Fisheries* 10: 98–108.

Vitule, J. R. S., F. Skóra, & V. Abilhoa, 2012. Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Diversity and Distributions* 18: 111–120.

Winemiller, K. O., 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia* 225–241, <http://link.springer.com/article/10.1007/BF00379810>.

Yonekura, R., Y. Kohmatsu, & M. Yuma, 2007. Difference in the predation impact enhanced by morphological divergence between introduced fish populations. *Biological Journal of the*

Linnean Society 91: 601–610.

Zhao, T., S. Villéger, & J. Cucherousset, 2019. Accounting for intraspecific diversity when examining relationships between non-native species and functional diversity. *Oecologia* Springer Berlin Heidelberg 189: 171–183, <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4311-3>.

3 COEXISTÊNCIA E ABUNDÂNCIA DE ESPÉCIES DE PEIXES CONGENÉRICAS NATIVAS E NÃO NATIVAS NA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DO ALTO RIO PARANÁ EFEITOS DE ESPÉCIES DE PEIXES INVASORAS DE ÁGUA DOCE SOBRE SUAS CONGÊNERES NATIVAS

RESUMO

A coexistência de duas ou mais espécies que exploram recursos semelhantes tem sido o foco de muitos estudos ecológicos, pois as interações competitivas podem ter grandes efeitos na dinâmica das populações e comunidades. Aqui foram avaliados dados de séries temporais para inferir efeitos potenciais de espécies de peixes não nativos sobre a abundância, distribuição e condição nutricional de espécies congêneres nativas na planície de inundação do alto rio Paraná. As mudanças na abundância de espécies nativas, após a chegada das espécies não nativas, foram comparadas usando dados de quatro períodos de amostragem. Mudanças na condição das espécies nativas após a chegada de uma ou mais espécies congêneres não nativas foram analisadas usando dados de peso e comprimento de peixes coletados antes e depois da invasão. Os resultados indicam que a chegada de espécies não nativas induziu respostas em espécies congêneres nativas que variaram desde um grande declínio na abundância e distribuição espacial até ao aumento da abundância.

Palavras-chave: Invasão. Competição. Substituição. Coocorrência. Similaridade Limitante. Condição Nutricional.

COEXISTENCE AND ABUNDANCE OF NATIVE AND NON-NATIVE CONGENERIC FISH SPECIES IN THE FLOODPLAIN OF THE UPPER PARANA RIVER

ABSTRACT

The coexistence of two or more species that exploit similar resources has been the focus of many ecological studies, because competitive interactions can have large effects on the dynamics of populations and communities. Here were evaluated time series data to infer potential effects of non-native fish species on the abundance, distribution and nutritional condition of native congeneric species in the upper Paraná River floodplain. Changes in the abundance of native species, after the arrival of non-native species, were compared using survey data from four periods. Changes in the condition of native species after the arrival of one or more non-native congeneric species were analyzed using data for fish weight and length collected before and after the invasion. The results indicate that the arrival of non-native species induced responses in native congeneric species that ranged from major decline in abundance and spatial distribution to increased abundance.

Keywords: Invasion, Competition, Substitution, Co-occurrence, Limiting Similarity, Nutritional Condition

3.1 Introdução

Uma das grandes ameaças à biodiversidade nas últimas décadas tem sido a introdução de espécies de peixes não nativos em ecossistemas de água doce (Casimiro et al., 2017), considerada a principal causa do declínio das populações nativas desse grupo ao redor do mundo (Ribeiro et al., 2008; Pelicice et al., 2014).

As fontes dessas introduções são variadas, com destaque às atividades de aquicultura e aos reservatórios hidrelétricos. Assim, os reservatórios, além das alterações impostas à conectividade e habitats (Agostinho et al., 2016), se constituem em ambientes nos quais espécies não nativas tem maior facilidade de estabelecimento (Johnson et al., 2008; Muniz et al., 2019), atuando como mecanismos que podem facilitar a disseminação de peixes não nativos na bacia (Havel et al., 2005; Liew et al., 2016). Ademais, o afogamento de barreiras naturais por alguns deles, podem promover acesso a novas áreas para espécies confinadas a jusante, resultando em introduções massivas aos trechos superiores (Júlio Jr et al., 2009; Vitule et al., 2012). Algumas ações de mitigação de impactos negativos do represamento, como rio de transposição de peixes e estocagem, podem ser fontes adicionais de introduções de espécies (Agostinho et al., 2007; Júlio Jr et al., 2009).

Uma vez estabelecidas no ambiente invadido, as espécies de peixes não nativos podem afetar as comunidades residentes através de diferentes interações bióticas com as nativas, como predação, aumento da competição, hibridização e alterações no hábitat (D'Amato et al., 2007; Yonekura et al., 2007; Vitule et al., 2009; Gozlan et al., 2010), bem como na disseminação de patógenos ou parasitas (Agostinho et al., 2007; Casimiro et al., 2018). Por meio destes processos, espécies não nativas podem extirpar ou substituir as espécies nativas (Mack et al., 2000; Espínola & Júlio Junior, 2007), alterar seus padrões de distribuição espacial, seus papéis funcionais (Carey & Wahl, 2010) e induzir grandes mudanças na estrutura da comunidade (Sharma et al., 2011).

A coexistência de duas ou mais espécies que exploram recursos semelhantes tem sido foco de muitos estudos ecológicos, pois interações competitivas tendem a apresentar grandes efeitos sobre a dinâmica de populações e comunidades (Pombo et al., 2013). A “Hipótese de Naturalização” de Darwin (1859), prediz que espécies não nativas que são intimamente relacionadas com a espécies nativas teriam menos chances de estabelecimento no novo ambiente, devido ao alto grau de competição com as nativas. No entanto, Darwin também previu a possibilidade oposta, a chamada “Hipótese de Pré-adaptação”, a qual sugere que espécies não nativas que compartilham características semelhantes de história de vida com

espécies nativas, teriam grandes chances de sucesso no estabelecimento e dispersão, devido a que essas similaridades fazem com que as espécies não nativas estejam pré-adaptadas a colonizar o novo ambiente (Tingley et al., 2011). Esta última hipótese foi confirmada por Allen et al., (2013), que identificaram que espécies de peixes não nativos tiveram maior sucesso de estabelecimento no ambiente invadido na presença de suas congêneres nativas.

Espécies congêneras são próximas filogeneticamente, o que confere aspectos biológicos e comportamentais semelhantes com maior similaridade no uso do nicho ecológico (Guidelli et al., 2006). Segundo MacArthur & Levins, (1967) há um limite de o quanto as espécies podem ser similares para poderem coexistir, caso contrário forças seletivas irão excluir uma das espécies concorrentes. Assim, a competição por recursos semelhantes pode levar à sobreposição de nicho, e dessa forma limitar a coexistência das espécies em uma comunidade (Ricklefs & Schluter, 1993). Logo, espécies estreitamente relacionadas devem exibir características divergentes que permitam coexistência estável (Balassa et al., 2004).

A planície de inundação do alto rio Paraná é uma das mais invadidas do Brasil (Smith et al., 2005), e a maioria das espécies de peixes não nativas presentes atualmente são consequência da eliminação da barreira geográfica do Salto Sete Quedas, em 1982 (Langeani et al., 2007; Ota et al., 2018). Alguns dos estudos realizados nessa planície, tem avaliado a coexistência de espécies nativas e não nativas congêneras (Alves et al., 2017, 2020; Pereira et al., 2017b; Rodrigues et al., 2018). Um dos casos mais conhecidos é o da piranha não nativa *Serrasalmus marginatus* Valenciennes, 1837, que proliferou, em detrimento de sua congênica nativa *Serrasalmus maculatus* Kner, 1858, desde que se tem registro (Agostinho & Júlio Jr, 2002). *Serrasalmus marginatus*, colonizou a planície de inundação do alto rio Paraná, após a eliminação da barreira geográfica do Salto Sete Quedas, devido à construção da usina hidrelétrica de Itaipu em 1982 (Júlio Jr et al., 2009), e seu sucesso de estabelecimento tem sido atribuído ao bom desempenho na competição por recursos (Alves et al., 2017; Rodrigues et al., 2018). Outro exemplo de destaque é o da espécie não nativa *Hoplias mbigua* Azpelicueta, Benítez, Aichino, Mendez, 2015, também proveniente dos trechos médio e inferior da bacia do rio Paraná, que apresenta diferenças no nicho trófico em relação as suas congêneras nativas (Philippsen et al., 2015; Pereira et al., 2017b).

Diante deste contexto, este capítulo avaliará as variações impostas pelas espécies de peixes não nativas sobre suas congêneras nativas, na planície de inundação do alto rio Paraná, através da abundância, distribuição e condição nutricional, cujos dados foram obtidos em ampla escala temporal (série temporal interrompida, de 1986 a 2018). As interações entre

espécies nativas e não nativas podem resultar em coexistência ou exclusão (Bøhn et al., 2008; Alves et al., 2017). Quando a coexistência é alcançada, as espécies não nativas tendem a ser mais dominantes e a super explorar os recursos nativos (Latini & Petrere Jr., 2004; Li et al., 2015; Sagouis et al., 2015). Dessa forma, é esperado que, ao longo do tempo, a chegada da espécie não nativa afete negativamente a abundância da sua congênica nativa, e que em lugares onde as espécies nativas e não nativas coocorrem, a ocorrência da espécie nativa seja menor. Também é esperado que a condição nutricional, das espécies nativas, seja menor após a chegada da suas congênicas não nativas.

3.2 Materiais e métodos

3.2.1 Área de Estudo

A bacia do rio Paraná é uma das maiores da América do Sul e seu trecho alto comporta intensa atividade antrópica, com grandes centros urbanos, industriais e agrícolas, além de concentrar mais de 130 hidrelétricas que faz dela uma das mais reguladas do continente (Agostinho et al., 2008). No trecho da bacia objeto desse estudo localiza-se a planície de inundação do alto rio Paraná (22°40' - 22°50' S e 53°15' - 53°40' W), que atualmente é o único remanescente lótico com extensão relevante em território brasileiro. Apresenta grande diversidade biótica, e é protegido por uma Área de Proteção Ambiental (APA das Ilhas e Várzeas do Rio Paraná) e dois Parques (Parque Nacional de Ilha Grande e o Parque Estadual do Rio Ivinhema; Agostinho et al., 2000). Essa área se caracteriza por um rio anastomosado de canais secundários, comportando ambientes lóticos (rios), semi-lóticos (canais) e lênticos (lagoas conectadas e desconectadas), pertencentes aos rios Paraná, Baía e Ivinhema (Fig. 1).

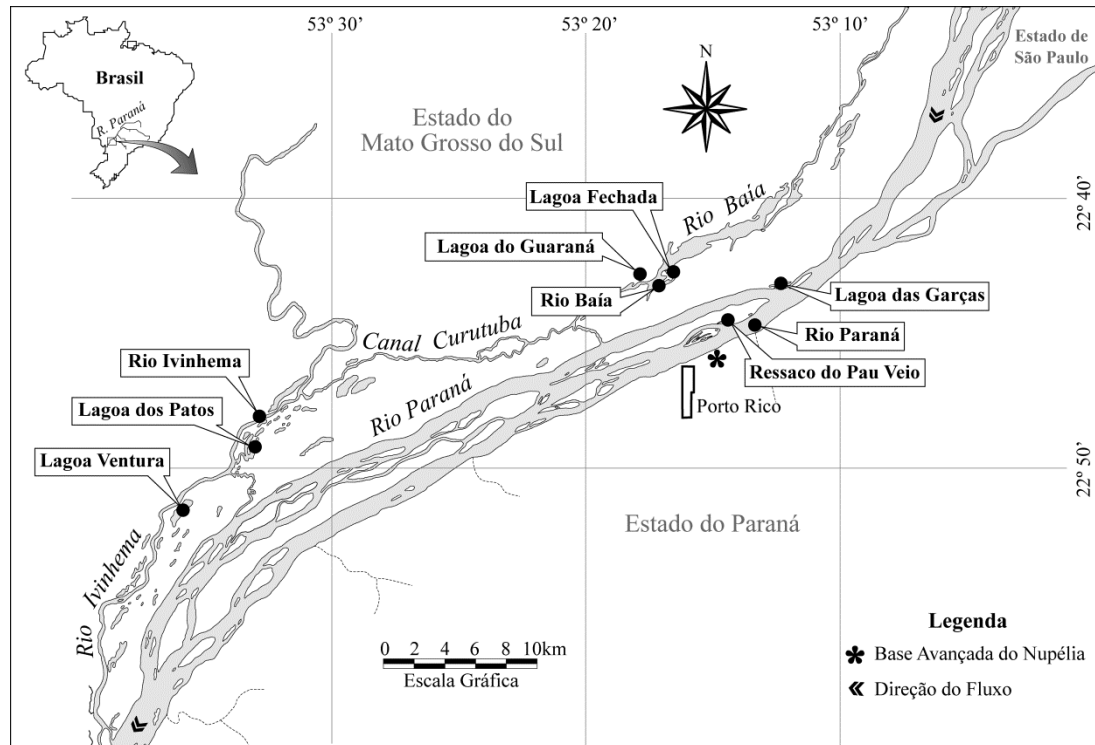


Fig. 1 Mapa da região de estudos localizada na planície de inundação do alto rio Paraná (rios Paraná, Baía e Ivinhema) evidenciando os nove pontos de amostragem.

A planície de inundação do alto rio Paraná apresenta um número consideravelmente alto de espécies introduzidas que representam mais de 40% de todas as espécies de peixes registradas. Isso se deve principalmente, à submersão do Salto de Sete Quedas, uma barreira natural que foi inundada pelo reservatório de Itaipu (Júlio Jr et al., 2009), aos escapes de áreas de cultivo (Ortega et al., 2015; Casimiro et al., 2018), liberação por pesca esportiva (iscas vivas, estocagens) e aquariofilia (Langeani et al., 2007; Ortega et al., 2015), sendo o processo de ocupação facilitado pelo grande número de barragens construídas ao longo dessa bacia (Johnson et al., 2008; Gois et al., 2015). A barreira natural formada pelo Salto de Sete Quedas separava duas províncias ictiofaunísticas distintas, a do Alto e a do Médio Paraná (Bonetto, 1986; Abell et al., 2008), tendo sido inundada pelo reservatório de Itaipu em 1982. Mais tarde, após o início da operação do canal de transposição de peixes construído junto a barragem de Itaipu, novas espécies de peixes ganharam acesso ao trecho superior (Agostinho et al., 1994; Vitule et al., 2012).

3.2.2 Coleta dos dados e identificação das espécies de peixes

Este estudo foi realizado com dados de projetos financiados pelas entidades Financiadora de Estudos de Projetos – FINEP (1986-1988), Programa de Apoio ao

Desenvolvimento Científico e Tecnológico e Ciências Ambientais – PADCT/CIAMB (1992-1995) e Pesquisas Ecológicas de Longa Duração – PELD (2000-2018). As coletas foram realizadas em nove pontos de amostragem na planície de inundação do alto rio Paraná (Fig. 1). O esforço amostral ao longo de todo o período de estudo foi distinto. Entre os anos de 1986 a 1988 e de 1992 a 1994 foram realizadas coletas mensais, enquanto entre os anos de 2000 a 2018, as coletas foram trimestrais. Os peixes foram coletados com redes de espera (10 m e 20 m de comprimento; com malhas de 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 12, 14 e 16 cm, entre nós opostos, a partir do ano 2000 também foi usada a malha 2,4) expostas por 24 horas.

Os peixes capturados foram eutanasiados após anestesia com uso de benzocaína 5%, conforme recomendação da Comissão de Ética no Uso de Animais – CEUA N° 1420221018 (ID 001974), e transportados para a Base Avançada do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) da Universidade Estadual de Maringá (UEM). No laboratório, a identificação das espécies nativas e não nativas congêneras, da planície de inundação do alto rio Paraná, foi realizada com base na revisão das publicações de Langeani et al. (2007); Júlio Júnior et al. (2009); Ortega et al. (2015) e Ota et al. (2018). Posteriormente, todos os peixes foram pesados, medidos e eviscerados, sendo registrado dados individuais como: nome da espécie, local e data de captura, peso total (Wt) e comprimento padrão (Ls). Finalmente, foram identificados o ano e forma de introdução, ou “origem”, das espécies não nativas, sendo os predominantes a eliminação de barreira (Salto de Sete Quedas), canal de transposição da barragem da UHE Itaipu (Canal de Piracema), e escape (aquicultura e iscas vivas).

3.2.3 Análises dos dados

Para identificar alterações na abundância (indexada pela CPUE: número de indivíduos/1000 m² de rede em 24 h) das espécies nativas, após a chegada das não nativas, foi feito um gráfico de dispersão com as abundâncias, considerando as capturas agrupadas em quatro períodos de coleta (1986-1988; 1992-1995; 2000-2009 e 2010-2018). Dessa maneira, foi plotada a abundância da espécie de peixe nativa (no eixo y) e da não nativa (no eixo x), sendo que, na média da abundância de cada espécie foi traçada uma linha pontilhada, originando quatro regiões no primeiro quadrante de um plano cartesiano (Fig. 2A). Assim, a primeira (1) e a terceira (3) regiões representam a coocorrência das espécies nativa e não nativa, em graus distintos de abundância; a segunda (2) representa o predomínio da espécie nativa, enquanto que a quarta (4) representa o predomínio da espécie não nativa (Fig. 2A),

sempre controlando a escala temporal (períodos de coleta). Essa divisão permite identificar alguns cenários, sendo os mais relevantes apresentados na Figura 2. Quando a espécie nativa e sua congênica não nativa coocorrem, sem restrição aparente de uma sobre a outra, as duas podem apresentar abundâncias ao longo das quatro regiões, independente do período de coleta (Fig. 2B). Quando a espécie nativa, nos anos antes da introdução da não nativa (períodos iniciais de coleta), apresentar sua abundância acima da média, ou seja, na região 2, pode-se inferir que houve substituição da espécie nativa pela não nativa (Fig. 2C).

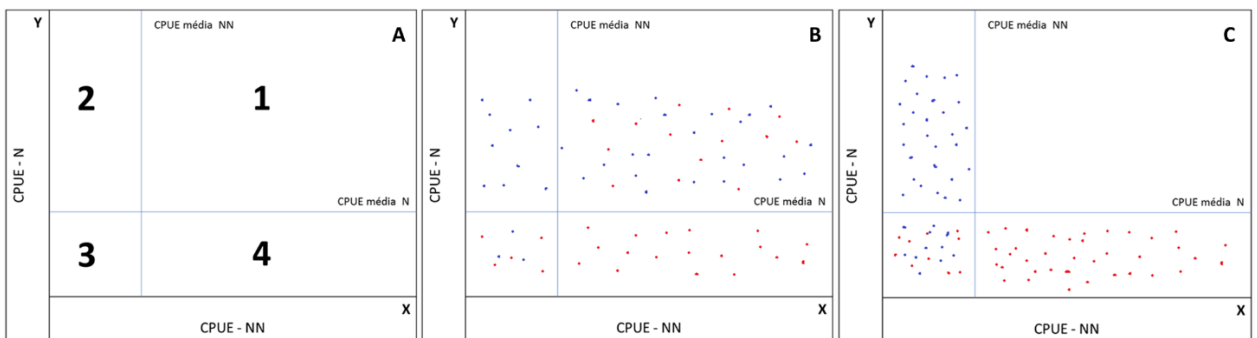


Fig. 2 Modelo do gráfico de dispersão (primeiro quadrante de um plano cartesiano) da abundância (CPUE, captura por unidade de esforço) da espécie de peixe nativa e a não nativa congênica, subdividido em quatro quadrantes (A) e evidenciando as situações de coocorrência (B) e substituição (C). Os pontos azuis representam a abundância da espécie nativa (N) e os pontos vermelhos da espécie não nativa (NN).

Para aprofundar a interpretação de possíveis padrões na substituição de espécies, também foram analisadas as ocorrências das espécies, em relação ao total de amostras. Assim, ao longo de toda escala temporal (1986 a 2018), foram contados o número de amostras em que as espécies congênicas ocorreram, bem como o número de amostras em que houve ocorrência exclusiva da espécie nativa ou da espécie não nativa, a coocorrência das duas espécies, bem como a dupla ausência. Esses dados foram usados de forma descritiva, para identificação de possíveis padrões e ter uma dimensão de como uma espécie foi substituída ou não. Essas análises foram feitas para cada rio amostrado, em separado, para identificar possíveis tendências na ocupação da região estudada, pela espécie não nativa.

Para identificar alterações na condição nutricional de cada uma das espécies nativas, após a chegada da sua congênica não nativa, foi feita uma análise de covariância (ANCOVA; Legendre & Legendre, 1998), com os dados log transformados do peso total (Wt; variável dependente) e comprimento padrão (Ls; variável preditora), e considerando os

períodos anterior e posterior à invasão (variável categórica). Dado que as espécies não nativas tiveram seu primeiro registro de ocorrência em datas diferentes, os períodos anterior e posterior à invasão foram padronizados para todas as espécies, sendo “Antes” considerado os dados dos primeiros cinco anos a partir do primeiro registro da espécie nativa; e “Após”, considerando os dados dos últimos cinco anos de estudo. Os pressupostos da ANCOVA foram testados para a relação peso-comprimento considerando os períodos anterior e posterior à invasão. Para as espécies em que o pressuposto de paralelismo não foi alcançado (interação significativa), a ANCOVA foi interrompida, dado que esse resultado indica que as inclinações (β) das retas dos dois períodos são diferentes. Para as espécies nas quais o pressuposto de paralelismo foi alcançado (interação não-significativa), a análise de ANCOVA foi concluída para a avaliação da diferença dos interceptos. Todas as análises foram feitas com no software STATISTICA 12 (StatSoft, 2014).

3.3 Resultados

Foram analisadas 17 espécies de peixes congêneras, sendo 9 nativas e 8 não nativas, pertencentes aos gêneros *Acestrorhynchus*, *Ageneiosus*, *Hoplias*, *Megaleporinus*, *Schizodon*, *Serrasalmus* e *Steindachnerina*. Entre as espécies não nativas com o registro de ocorrência mais antigo (em 1986), se destacam *Ageneiosus ucayalensis* Castelnau, 1855, *Schizodon borellii* (Boulenger, 1900) e *Serrasalmus marginatus* Valenciennes, 1837. Das oito espécies não nativas, cinco tiveram acesso à região a partir da eliminação do Salto de Sete Quedas, após a formação do reservatório de Itaipu (Tabela 1).

Tabela 1. Lista de espécies de peixes nativas e não nativas congêneras e informações do primeiro registro e origem da espécie não nativa. (*) = espécies não nativas.

Espécies	Ano do 1º Registro	Origem
<i>Acestrorhynchus lacustris</i> (Lütken, 1875)		
<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i> Menezes, 1992 *	2008	Canal de Piracema
<i>Ageneiosus inermis</i> (Linnaeus, 1766) *	1992	Sete quedas
<i>Ageneiosus militaris</i> Valenciennes, 1836		
<i>Ageneiosus ucayalensis</i> Castelnau, 1855 *	1986	Sete quedas
<i>Hoplias argentinensis</i> Rosso, González-Castro, Bogan, Cardoso, Mabragaña, Delpiani, & Díaz de Astarloa, 2018		
<i>Hoplias mbigua</i> Azpelicueta, Benítez, Aichino, Mendez, 2015 *	2006	Sete quedas
<i>Hoplias</i> sp. 2		
<i>Megaleporinus macrocephalus</i> (Garavello, Britski, 1988) *	2002	Escape
<i>Megaleporinus piavussu</i> (Britski, Birindelli, Garavello, 2012)		

<i>Schizodon altoparanae</i> Garavello, Britski, 1990		
<i>Schizodon borellii</i> (Boulenger, 1900) *	1986	Escape
<i>Schizodon nasutus</i> Kner, 1858		
<i>Serrasalmus maculatus</i> Kner, 1858		
<i>Serrasalmus marginatus</i> Valenciennes, 1837 *	1986	Sete quedas
<i>Steindachnerina brevipinna</i> (Eigenmann, Eigenmann, 1889) *	2001	Sete quedas
<i>Steindachnerina insculpta</i> (Fernández-Yépez, 1948)		

A relação de abundâncias, entre os pares de espécies de peixes nativas e não nativas congênicas, da planície de inundação do alto rio Paraná, ao longo do tempo, indica a substituição ou coexistência bem sucedida (Fig. 3). Para *A. lacustris* (N) e *A. pantaneiro* (NN), não foi possível identificar a relevância das alterações na abundância da espécie nativa, devido ao fato de a espécie não nativa ter sido pouco abundante. Mesmo assim, pode-se observar que a abundância da espécie nativa mostrou tendência de redução com o incremento na abundância da não nativa (Fig. 3A). Para as congênicas *M. piavussu* (N) e *M. macrocephalus* (NN), foi observado valores altos e concomitantes de abundância para ambas, conforme indicam os pontos do quadrante 1 (Fig. 3B; valores superiores ao da linha que representa a média de cada espécie). A tendência de incremento simultâneo, para ambas as congênicas, foi também observada nas espécies dos gêneros *Hoplias* (Figs. 3E e 3F) e *Steindachnerina* (Fig. 3J). No entanto, a abundância da nativa *A. militaris*, esteve correlacionada negativamente com a de suas congênicas não nativas *A. inermis* e *A. ucayalensis*, embora em períodos diferentes. No terceiro (2000-2009) e quarto (2010-2018) períodos, foi possível identificar que a não nativa *A. inermis* predomina sobre *A. militaris* (Fig. 3C), enquanto que, no segundo período (1992-1995), a dominância sobre a nativa era exercida por *A. ucayalensis*, o que indica que houve substituição (Fig. 3D). De igual forma, as abundâncias das nativas *S. altoparanae* e *S. nasutus* tenderam a diminuir quando a abundância da congênica não nativa *S. borellii* aumenta (Figs. 3G e 3H). No caso do gênero *Serrasalmus*, a espécie nativa *S. maculatus* predominou durante o primeiro período (1986-1988). No entanto, a partir do segundo período, foi possível observar o predomínio da sua congênica não nativa *S. marginatus*, indicando que houve substituição da espécie nativa (Fig. 3I).

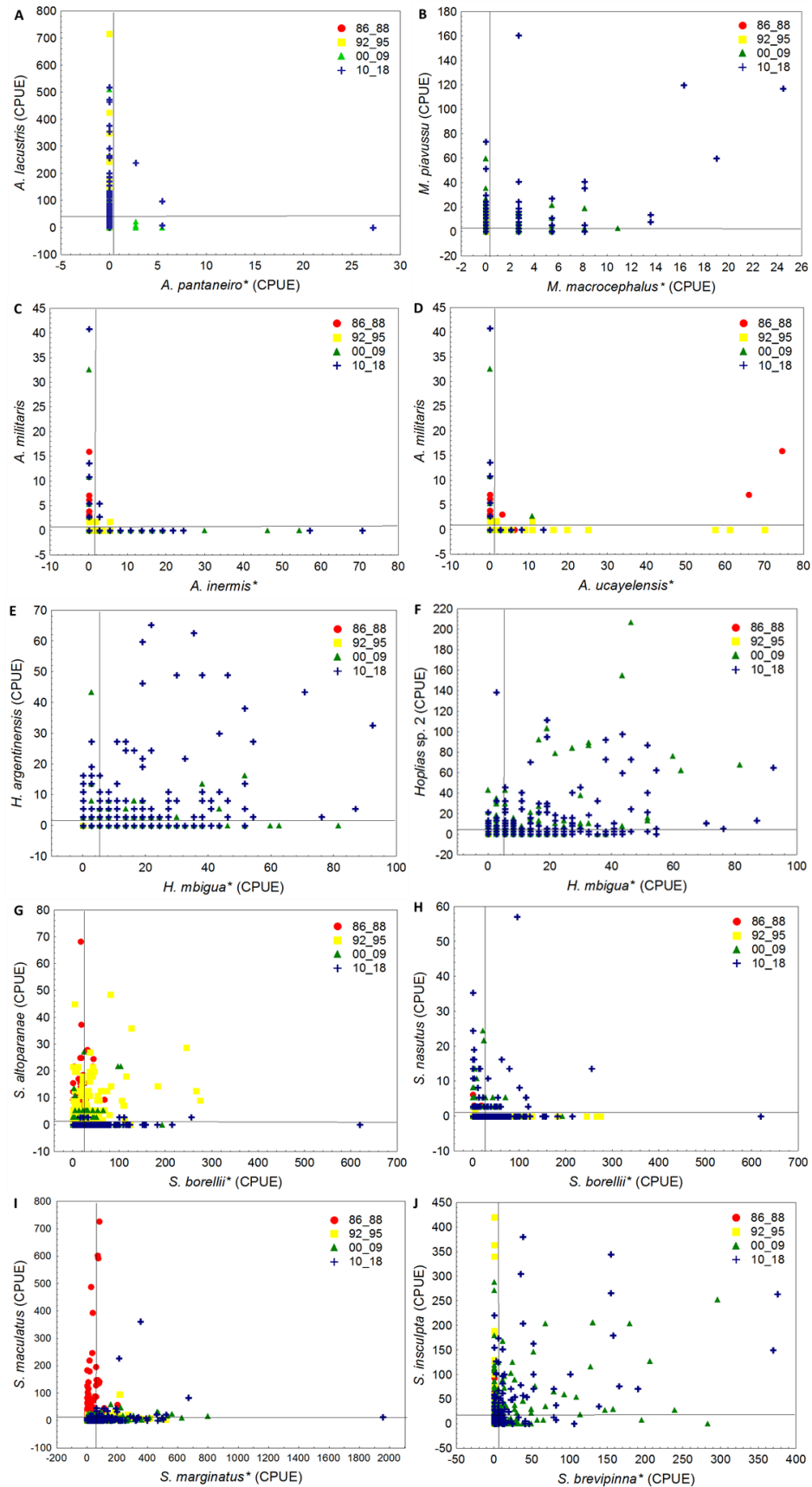


Fig. 3 Relações nas abundâncias (CPUE; captura por unidade de esforço) dos pares de espécies de peixes nativas e não nativas (*) congênericas da planície de inundação do alto rio

Paraná. Linhas paralelas aos eixos representam os valores médios das respectivas espécies, para todo o período de amostragem (1986 – 2018).

As abundâncias do par de congêneras não nativas do gênero *Ageneiosus* também estiveram relacionadas negativamente, sendo que *A. ucayalensis* predominou nos dois primeiros períodos, mas foi substituída por *A. inermis* nas últimas décadas (Fig. 4).

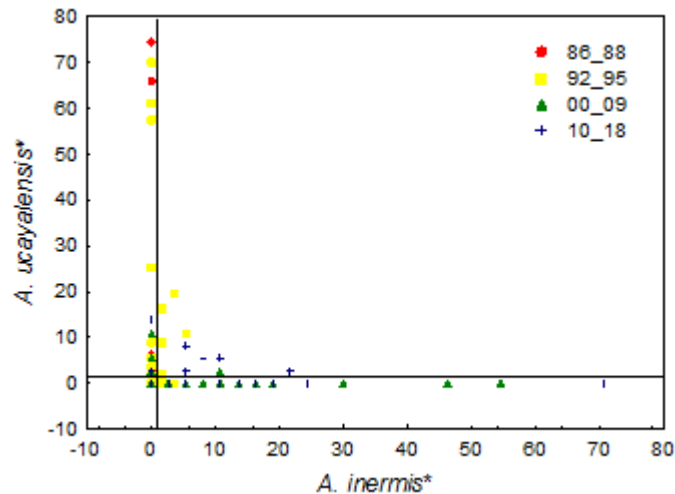


Fig. 4 Relação na abundância (CPUE; captura por unidade de esforço) entre *A. ucayalensis* e *A. inermis*, congêneras não nativas. Linhas paralelas aos eixos representam os valores médios das respectivas espécies para todo o período de amostragem (1986 a 2018).

As frequências de coocorrência e de ocorrência exclusiva das espécies nativas e não nativas, para o conjunto das amostras, obtidas de 1986 a 2018, com a discriminação das congêneras e de cada rio, são mostradas na Tabela 2. Constata-se que, dos oito pares de espécies congêneras, apenas dois pares (*Acestrorhynchus* e *Megaleporinus*) apresentaram maior frequência de ocorrência da espécie nativa em relação à não nativa, quando considerados os três rios. Outros dois pares mostraram maior frequência da nativa, porém em parte das sub bacias estudadas (*Ageneiosus militaris*, na sub bacia do rio Baia; *Steindachnerina insculpta* na dos rios Paraná e Ivinheima). Para todos os demais pares de congêneras, as espécies não nativas ocorreram num maior número de amostras que as nativas (Tabela 2). Embora seja esperado que haja redução na coocorrência, à medida que aumente as diferenças entre as espécies congêneras, foi observado que, no rio Baia, as espécies não nativas do gênero *Ageneiosus* não foram capturadas juntas com a nativa (*A. militaris*), sendo que nos demais rios, os valores de coocorrência foram baixos (Tabela 2). No entanto, a congênera não nativa *A. pantaneiro*,

teve ocorrência esporádica nas amostras (<4%), não tendo sido registrada no rio Ivinhema. Assim, tanto as ocorrências isoladas como sua coocorrência com a nativa *A. lacustris* têm valores reduzidos, sendo inferiores a 1% das amostras do rio Paraná e 2% no rio Baía (Tabela 2). As duas espécies nativas de *Hoplias*, no entanto, foram registradas apenas em concomitância com a não nativa (*H. mbigua*), no rio Paraná. Essa coocorrência foi, no entanto, maior no rio Baía, seguido do Ivinhema (Tabela 2).

Entre os congêneros de *Megaleporinus*, no entanto, o nativo *M. piavussu*, mais presente nas amostras que a não nativa, apresentou mais ocorrências isoladas e coocorrência no rio Ivinhema, quando comparado aos demais rios. Para os demais anostomídeos, essas variações espaciais foram menos pronunciadas para *Schizodon altoparanae* e sua congênera *S. borellii*, enquanto *S. nasutus* teve registros exclusivos apenas no rio Paraná (Tabela 2). De igual forma, a nativa *S. maculatus* teve baixíssima percentagem de ocorrência exclusiva nos três rios (< 5%), em relação à sua congênica não nativa *S. marginatus* (> 38%), contudo, as duas espécies apresentaram coocorrência acima de 50% nos rios Baía e Ivinhema (Tabela 2). Finalmente, a espécie nativa *S. insculpta* teve maiores percentagens de ocorrência exclusiva e coocorrência com a não nativa *S. brevipinna*, nos rios Paraná (22%) e Ivinhema (15%). No rio Baía, onde a não nativa *S. brevipinna* apresentou maior ocorrência exclusiva, a coocorrência foi menor (Tabela 2).

Tabela 2. Percentagem de ocorrência exclusiva e coocorrência das espécies de peixes nativas e não nativas congêneras nos rios Paraná, Baía e Ivinhema, a partir da chegada da espécie não nativa.

Rios	Número de amostras	Ocorrência exclusiva espécie nativa (%)	Ocorrência exclusiva espécie não nativa (%)	Coocorrência (%)	Dupla ausência %
		<i>A. lacustris</i>	<i>A. pantaneiro</i>		
Paraná	126	64,29	0,79	1,59	33,33
Baía	126	50,79	1,59	2,38	45,24
Ivinhema	126	34,13	0,00	0,00	65,87
		<i>A. militaris</i>	<i>A. inermis</i>		
Paraná	275	1,45	2,91	0,73	94,91
Baía	276	1,45	12,32	0,00	86,23
Ivinhema	276	3,26	18,84	1,09	76,81
		<i>A. militaris</i>	<i>A. ucayalensis</i>		
Paraná	297	2,36	5,05	1,01	91,58

Baía	348	2,01	1,15	0,00	96,84
Ivinhema	324	4,94	7,72	0,93	86,41
H.					
		<i>argentinensis</i>	<i>H. mbigua</i>		
Paraná	138	0,00	60,14	26,09	13,77
Baía	138	1,45	42,75	50,00	5,8
Ivinhema	138	7,25	39,13	30,43	23,19
		<i>Hoplias sp. 2</i>	<i>H. mbigua</i>		
Paraná	150	0,00	54,67	26,67	18,66
Baía	150	4,67	23,33	64,00	8
Ivinhema	150	9,33	33,33	32,67	24,67
M.					
		<i>M. piavussu</i>	<i>macrocephalus</i>		
Paraná	192	29,17	5,73	4,69	60,41
Baía	192	16,67	5,73	8,85	68,75
Ivinhema	192	35,94	9,38	15,63	39,05
S.					
		<i>altoparanae</i>	<i>S. borellii</i>		
Paraná	297	3,03	54,21	22,56	20,2
Baía	348	1,72	63,79	21,84	12,65
Ivinhema	324	1,85	65,12	18,83	14,2
		<i>S. nasutus</i>	<i>S. borellii</i>		
Paraná	294	7,14	64,29	12,59	15,98
Baía	339	0,00	82,30	3,24	14,46
Ivinhema	318	0,00	77,99	5,97	16,04
		<i>S. maculatus</i>	<i>S. marginatus</i>		
Paraná	297	4,71	38,72	34,01	22,56
Baía	348	3,45	39,08	51,44	6,03
Ivinhema	324	1,54	40,43	50,62	7,41
		<i>S. insculpta</i>	<i>S. brevipinna</i>		
Paraná	204	22,06	10,29	36,27	31,38
Baía	204	12,25	15,20	21,08	51,47
Ivinhema	204	14,71	8,82	27,94	48,53

Na Análise de Covariância (ANCOVA), as relações peso-comprimento das espécies nativas *A. lacustris*, *Hoplias sp. 2*, *M. piavussu* e *S. insculpta*, considerando os períodos antes e após a invasão, não atingiram o pressuposto de paralelismo (Tabela 3), portanto não houve efeito na condição nutricional dessas espécies após da chegada da suas congêneras não nativas (Fig. 10).

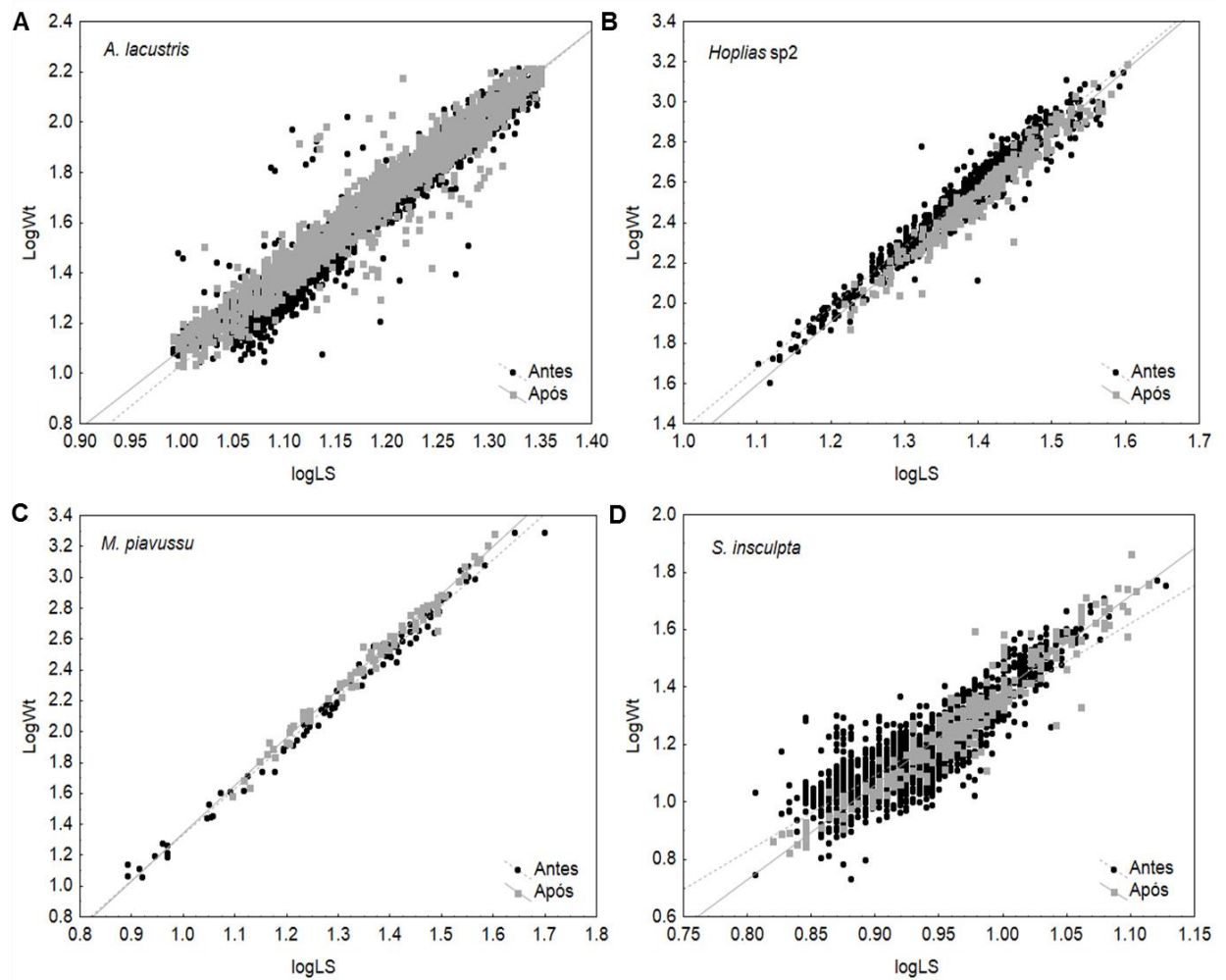


Fig. 10 Relação peso-comprimento das espécies de peixes nativas *A. lacustris* (A), *Hoplias* sp. 2 (B), *M. piavussu* (C) e *S. insculpta* (D), antes (pontos pretos; linha pontilhada) e após (quadrado cinza; linha contínua) a invasão.

Para as espécies nativas *A. militaris*, *H. argentinensis*, *S. altoparanae*, *S. nasutus* e *S. maculatus*, a relação peso-comprimento, antes e após a invasão, apresentou paralelismo e a ANCOVA foi concluída. No entanto, o efeito sobre a condição nutricional dessas espécies nativas, após a invasão, foi sutil e diferente para cada uma delas (Fig. 11; Tabela 3). Para *A. militaris* foi observado queda na condição nutricional no período posterior à invasão, no entanto, o número de indivíduos dessa espécie, nesse período, foi maior (Fig. 11A). O oposto aconteceu para a espécie *H. argentinensis*, cuja condição nutricional aumentou e o número de indivíduos diminuiu após a invasão (Fig. 11B). *Schizodon altoparanae* também apresentou aumento na condição nutricional após a invasão, porém, o número de indivíduos diminuiu de forma considerável (Fig. 11C). A espécie *S. nasutus*, apesar de ter alcançado o pressuposto de paralelismo para a relação peso-comprimento, também apresentou igualdade nos interceptos

dos períodos avaliados, pelo qual não foi identificado nenhum efeito. Contudo, vale a pena ressaltar que o número de indivíduos, dessa espécie, foi maior no período após a invasão (Fig.11D). Por último, a espécie *S. maculatus*, teve sutil incremento na condição nutricional e queda marcante no número de indivíduos após a chegada da sua congênérica não nativa (Fig. 1D)

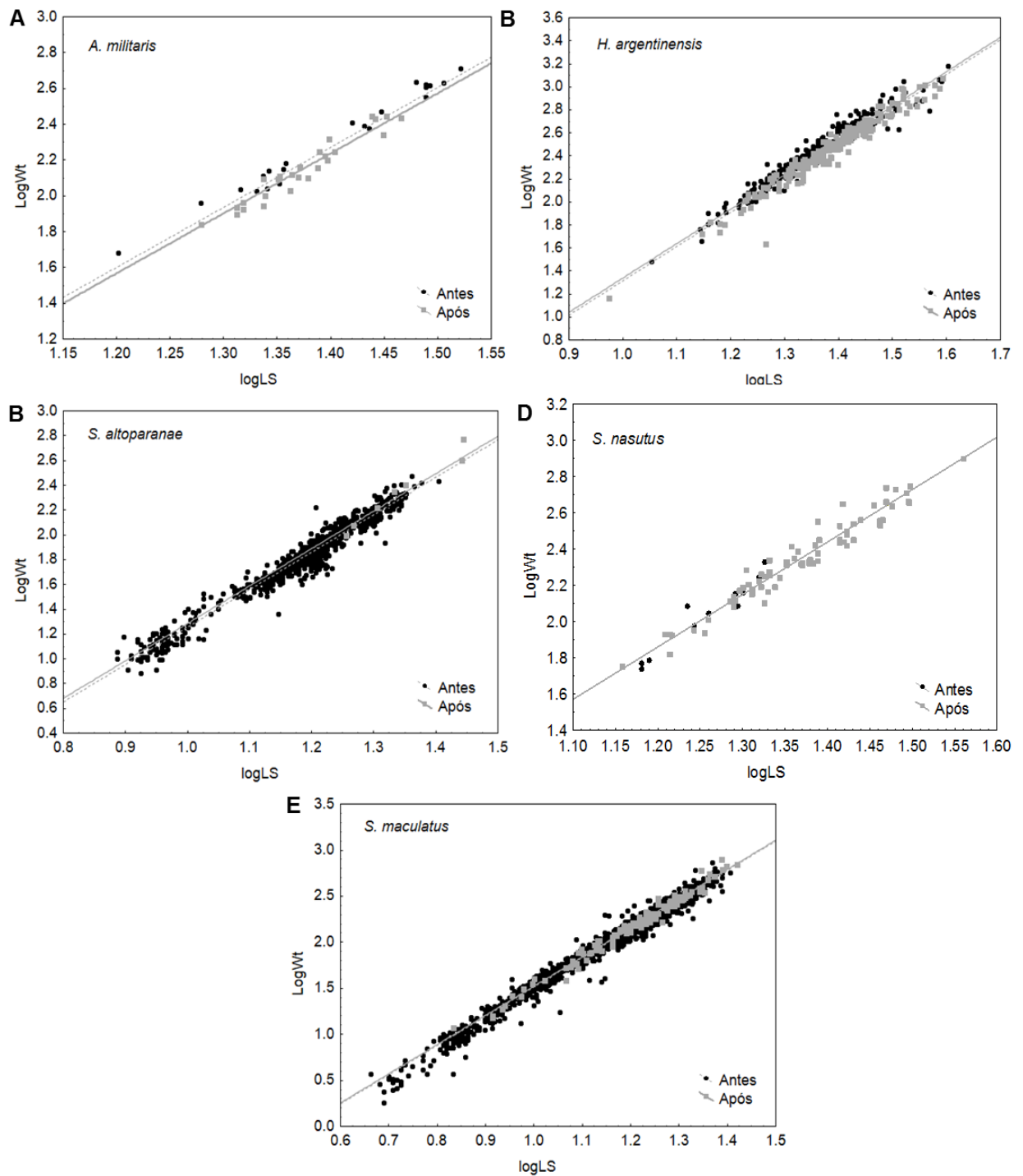


Figura 11. Relação peso-comprimento das espécies de peixes nativas *A. militaris* (A), *H. argentinensis* (B), *S. altoparanae* (C), *S. nasutus* (D) e *S. maculatus* (E), antes (pontos pretos; linha pontilhada) e após (quadrado cinza; linha contínua) a chegada das congêneras não nativas.

Tabela 3. Resultados da Análise de Covariância (ANCOVA) para a relação peso-comprimento das espécies de peixes nativas antes e após a chegada das espécies não nativas congêneras na planície de inundação do alto rio Paraná. A ANCOVA foi realizada para as espécies que alcançaram o pressuposto de paralelismo (p significativo), p = interação.

Espécie	Resultados ANCOVA
<i>Acestrorhynchus lacustris</i>	$p = 0,000$
<i>Ageneiosus militaris</i>	$p = 0,180$ Antes: $y = -2,42 + 3,35*x$ Após: $y = -2,46 + 3,35*x$
<i>Hoplias argentinensis</i>	$p = 0.213$ Antes: $y = -1,67+2,99*x$ Após: $y = -1,65+2,99*x$
<i>Hoplias</i> sp. 2	$p = 0,046$
<i>Megaleporinus piavussu</i>	$p = 0,024$
<i>Schizodon altoparanae</i>	$p = 0,147$ Antes: $y = -1,76 + 3,02*x$ Após: $y = -1,73 + 3,02*x$
<i>Schizodon nasutus</i>	$p = 0.058$ Antes: $y = -1,61 + 2,89*x$ Após: $y = -1,61 + 2,89*x$
<i>Serrasalmus maculatus</i>	$p = 0,830$ Antes: $y = -1,66 + 3,17*x$ Após: $y = -1,65 + 3,17*x$
<i>Steindachnerina insculpta</i>	$p = 0,000$

3.4 Discussão

Os resultados mostraram que a chegada de novas espécies de peixes induz distintas respostas nas espécies congêneres nativas na área. Essas respostas variam da quase substituição das espécies nativas pelas suas congêneras, até o aumento concomitante na abundância de ambas. A frequência de coocorrências e de ocorrência isolada de uma das espécies nas amostras também se mostrou diferenciada conforme as congêneras consideradas. Mais da metade das espécies nativas tiveram menor percentagem de ocorrência exclusiva do que sua congênica não nativa nos rios Paraná, Baía e Ivinhema, com algumas delas não apresentando coocorrências em parte dos rios. No entanto, considerando a condição nutricional das espécies nativas, não foram encontradas alterações negativas e relevantes após a chegada das espécies não nativas, exceto para a espécie *A. militaris*, cuja condição nutricional diminuiu após a invasão.

Os efeitos negativos da introdução de espécies de peixes não nativos em água doce estão relacionados principalmente à alterações na abundância e distribuição das espécies nativas (Agostinho & Júlio Jr, 2002; Pereira et al., 2018; Rodrigues et al., 2018). A redução na densidade ou crescimento negativo de uma população, podem estar relacionados à competição interespecífica (Hardin, 1960). O princípio da exclusão competitiva prediz que quando duas espécies ocorrem juntas sem diferenciação de nicho, pode haver eliminação ou a extinção de uma das espécies (Gause, 1934; Bøhn et al., 2008). Isso indica que uma espécie é mais eficiente e consegue manter sua população viável com menos recursos do que a outra (Tilman, 1982). Um estudo realizado por Agostinho & Júlio Jr, (2002) (2002), na planície de inundação do alto rio Paraná, identificou a rápida dominância (em termos de abundância) da piranha não nativa *S. marginatus* sobre a sua congênica nativa *S. maculatus*, alguns anos (1986-1994) após a eliminação da barreira geográfica Salto de Sete Quedas. Posteriormente, Agostinho et al., (2003), constataram nesse mesmo ambiente, que há sobreposição no hábito alimentar entre os juvenis das piranhas nativas e as piranhas adultas não nativas, o que indica pressões competitivas. Nesse estudo, houve queda nas abundâncias das nativas *A. militaris*, *S. altoparane*, *S. nasutus* e *S. maculatus*, na medida que teve aumento na abundância das congêneras não nativas *A. inermis*, *A. ucayalensis*, *S. borellii* e *S. marginatus*. Isso sugere que há forte competição entre essas congêneres e possível substituição das espécies nativas pelas não nativas congêneras. No entanto, apesar da abundância da nativa *A. lacustris* ter leve queda com o aumento da abundância da sua congênica não nativa *A. pantaneiro*, não é possível inferir substituição para este par de espécies pois a abundância da não nativa foi

muito baixa. No entanto, considerando que o primeiro registro de *A. pantaneiro* ocorreu há pouco mais de dez anos (2008) e não há alto grau de reprodução nem dispersão, é possível inferir que esta espécie pode estar passando por um período de latência, que pode durar anos ou décadas (Espínola & Júlio Junior, 2007; Sampaio & Schmidt, 2013).

A teoria da similaridade limitante prediz que a coocorrência de duas espécies só é possível quando o nicho realizado de uma não é totalmente compartilhado com o nicho de outra espécie (Abrams, 1983). Alves et al. (2020), identificaram que após três décadas da invasão na planície de inundação do alto rio Paraná, a espécie *H. mbigua* têm comportamento distinto de forrageamento e não compete por recursos tróficos com as *Hoplias* nativas, o que poderia explicar a sua coexistência (Philippsen et al., 2015). As abundâncias das nativas *H. argentinensis*, *Hoplias* sp. 2, *M. piavussu* e *S. insculpta*, não foram alteradas na presença das suas congêneras não nativas *H. mbigua*, *M. macrocephalus* e *S. brevipinna*, o que sugere que entre estas espécies pode haver diferenciações de nicho, que levam a menor competição e facilitam a sua coexistência (Pereira et al., 2017b). No entanto, analisado as percentagens de ocorrência exclusiva e coocorrência das espécies nativas e suas não nativas, foi identificado que *A. militaris*, *Hoplias* sp. 2, *H. argentinensis*, *M. piavussu*, *S. altoparanae*, *S. nasutus* e *S. maculatus*, tiveram menor percentagem de ocorrência exclusiva do que as suas respectivas congêneras não nativas nos três rios. Isso pode ser explicado pelo fato de que, nos casos em que a coexistência é alcançada, as espécies não nativas quase sempre se tornam dominantes sobre as espécies nativas, em especial quando são filogeneticamente relacionadas (Li et al., 2015). Mais da metade dos pares de espécies congêneras nativas e não nativas tiveram maiores ocorrências exclusivas em rios diferentes. Isso seria esperado, pois espécies filogeneticamente relacionadas tendem a ocupar habitats diferentes que possibilitam a coexistência em escala regional (Pereira et al., 2017b; Rodrigues et al., 2018).

Além dos efeitos sobre a distribuição e abundância (Hardin, 1960), a competição entre espécies também pode levar à menor quantidade ou qualidade do alimento ingerido (Bøhn & Amundsen, 2001) e consequente redução no crescimento individual da espécie não dominante (Diehl & Eklov, 1995). Neste estudo foi observado diminuição na condição nutricional da nativa *A. militaris*, após a chegada das suas congêneras não nativas, o que permite inferir que a invasão das congêneras teve efeitos negativos sobre a alimentação e crescimento desta espécie. Para o restante das espécies nativas, não foram observados efeitos negativos na condição nutricional após a invasão, pelo contrário, espécies como *H. argentinensis*, *S. altoparanae* e *S. maculatus* apresentaram incremento na condição nutricional. Esses

resultados podem ser explicados pela “Hipótese da Espécie Fugitiva” (Hutchinson, 1953), a qual prediz que espécies potencialmente concorrentes podem coexistir, quando uma ou mais dessas espécies usam um recurso menos valorizado pelas espécies dominantes. Se o habitat for suficientemente heterogêneo o recurso não precisa ser compartilhado, pois a espécie fugitiva precisará apenas evitar a interação com a espécie dominante (Hixon, 1980; Cleveland, 1994; Agostinho & Júlio Jr, 2002). Ademais, quando o alimento tem alta disponibilidade e não representa fator limitante, como detritos em planície de inundação (Gomes & Agostinho, 1997; Rabuffetti et al., 2017), a espécie nativa e a pressão de competição pode ser atenuada e ambas proliferarem como é o caso das congênicas detritívoras (*Steindachnerina*).

Os casos de introdução de espécies e os impactos negativos sobre a biodiversidade têm aumentado ao redor do mundo (Santos et al., 2019). Devido a isso muitos estudos têm direcionado a sua atenção à coexistência de espécies nativas e não nativas, especialmente para aquelas que são filogeneticamente relacionadas (Pereira et al., 2017b; Rodrigues et al., 2018; Alves et al., 2020). A importância de avaliar a coexistência de espécies nativas e não nativas congênicas tem sua base na identificação dos efeitos negativos entre duas espécies altamente semelhantes. Neste trabalho, conclui-se que a abundância e distribuição espacial de algumas espécies de peixes nativas como *A. militaris*, *S. maculatus*, *S. altoparanae* e *S. nasutus* da planície de inundação do alto rio Paraná, são afetados negativamente pelas espécies não nativas congênicas, a traves da substituição. É recomendável a realização de estudos mais aprofundados envolvendo as características de história de vida das espécies.

REFERÊNCIAS

- Abell, R., M. L. Thieme, C. Revenga, M. Bryer, M. Kottelat, N. Bogutskaya, B. Coad, N. Mandrak, S. C. Balderas, W. Bussing, M. L. J. Stiassny, P. Skelton, G. R. Allen, P. Unmack, A. Naseka, R. Ng, N. Sindorf, J. Robertson, E. Armijo, J. V. Higgins, T. J. Heibel, E. Wikramanayake, D. Olson, H. L. López, R. E. Reis, J. G. Lundberg, M. H. S. Pérez, & P. Petry, 2008. Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience* 58: 403–414, <https://academic.oup.com/bioscience/article/58/5/403/234819>.
- Abrams, P., 1983. The theory of limiting similarity. *Annual review of ecology and systematics*. Vol. 14 14: 359–376.
- Abujanra, F., A. Agostinho, & N. Hahn, 2009. Effects of the flood regime on the body condition of fish of different trophic guilds in the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 69: 469–479.
- Agostinho, A. A., L. C. Gomes, & F. M. Pelicice, 2007. *Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil*. Eduem, Maringá.

- Agostinho, A. A., L. C. Gomes, N. C. L. Santos, J. C. G. Ortega, & F. M. Pelicice, 2016. Fish assemblages in Neotropical reservoirs: Colonization patterns, impacts and management. *Fisheries Research Elsevier B.V.* 173: 26–36, <http://dx.doi.org/10.1016/j.fishres.2015.04.006>.
- Agostinho, A. A., H. F. Julio Jr, & M. Petrere Jr, 1994. Itaipu Reservoir (Brazil) : Impacts of the impoundment on the fish fauna and fisheries In Cowx, I. G. (ed), *Rehabilitation of Freshwater Fisheries*. Inglaterra: 117–184.
- Agostinho, A. A., H. I. Suzuki, R. Fugi, D. C. Alves, L. H. Tonella, & L. A. Espindola, 2015. Ecological and life history traits of *Hemiodus orthonops* in the invasion process: looking for clues at home. *Hydrobiologia* 746: 415–430.
- Agostinho, A. A., S. M. Thomaz, & L. C. Gomes, 2005. Conservation of the biodiversity of Brazil's inland waters. *Conservation Biology* 19: 646–652.
- Agostinho, A. A., S. M. Thomaz, C. V. Minte-Vera, & K. O. Winemiller, 2000. Biodiversity in the High Parana River In Gopal, W. J. J., & J. A. Davis (eds), *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden: 89–118.
- Agostinho, A., F. Pelicice, & L. Gomes, 2008. Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Brazilian Journal of Biology* 68: 1119–1132.
- Agostinho, C. S., N. S. Hahn, & E. E. Marques, 2003. Patterns of food resource use by two congeneric species of piranhas (*Serrasalmus*) on the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia* 63: 177–182.
- Agostinho, C. S., & H. F. Júlio Jr, 2002. Observation of an invasion of the piranha *Serrasalmus marginatus* Valenciennes, 1847 (Osteichthyes, Serrasalminae) into the Upper Paraná River, Brazil. *Acta Scientiarum - Biological and Health Sciences* 24: 391–395.
- Ahlroth, P., R. V. Alatalo, A. Holopainen, T. Kumpulainen, & J. Suhonen, 2003. Founder population size and number of source populations enhance colonization success in waterstriders. *Oecologia* 137: 617–620.
- Allen, C. R., K. T. Nemeč, D. A. Wardwell, J. D. Hoffman, M. Brust, K. L. Decker, D. Fogell, J. Hogue, A. Lotz, T. Miller, M. Pummill, L. E. Ramirez-Yañez, & D. R. Uden, 2013. Predictors of regional establishment success and spread of introduced non-indigenous vertebrates. *Global Ecology and Biogeography* 22: 889–899.
- Alpert, P., 2006. The advantages and disadvantages of being introduced. *Biological Invasions* 8: 1523–1534.
- Alves, G. H. Z., V. M. Cionek, G. I. Manetta, L. H. R. Pazianoto, & E. Benedito, 2020. Stable isotopes reveal niche segregation between native and non-native Hoplias in a Neotropical floodplain. *Freshwater Fish* 1–9.
- Alves, G. H. Z., B. R. S. Figueiredo, G. I. Manetta, P. A. Sacramento, R. M. Tófoli, & E. Benedito, 2017. Trophic segregation underlies the coexistence of two piranha species after the removal of a geographic barrier. *Hydrobiologia* 797: 57–68.
- Balassa, G. C., R. Fugi, N. S. Hahn, & A. B. Galina, 2004. Dieta de espécies de Anostomidae (Teleostei, Characiformes) na área de influência do reservatório de Manso, Mato Grosso, Brasil. *Iheringia. Série Zoologia* 94: 77–82.
- Bampfyld, C. J., & M. A. Lewis, 2007. Biological control through intraguild predation: Case

studies in pest control, invasive species and range expansion. *Bulletin of Mathematical Biology*. .

Banha, F., & P. M. Anastácio, 2015. Live bait capture and crayfish trapping as potential vectors for freshwater invasive fauna. *Limnologica Elsevier GmbH*. 51: 63–69, <http://dx.doi.org/10.1016/j.limno.2014.12.006>.

Baumgartner, M. T., A. G. de Oliveira, A. A. Agostinho, & L. C. Gomes, 2018. Fish functional diversity responses following flood pulses in the upper Paraná River floodplain. *Ecology of Freshwater Fish* 1–10.

Blanchet, S., G. Loot, G. Grenouillet, & S. Brosse, 2007. Competitive interactions between native and exotic salmonids: A combined field and laboratory demonstration. *Ecology of Freshwater Fish* 16: 133–143.

Bøhn, T., & P. A. Amundsen, 2001. The competitive edge of an invading specialist. *Ecology* 82: 2150–2163.

Bøhn, T., P. A. Amundsen, & A. Sparrow, 2008. Competitive exclusion after invasion?. *Biological Invasions* 10: 359–368.

Bonetto, A. A., 1986. The Parana River system In Davies, B. R., & K. F. Walker (eds), *The ecology of river systems. Monographiae Biologicae*. Dr. Junk, Dordrecht: 541–589.

Botta-Dukát, Z., 2005. Rao ' s quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16: 533–540.

Cao, X., L. Chai, D. Jiang, J. Wang, Y. Liu, & Y. uang, 2018. Loss of biodiversity alters ecosystem function in freshwater streams: potential evidence from benthic macroinvertebrates. *Ecosphere* 9: e02445.

Carey, M. P., & D. H. Wahl, 2010. Native fish diversity alters the effects of an invasive species on food webs. *Ecology* 91: 2965–2974.

Casimiro, A. C. R., D. A. Z. Garcia, A. D. A. Costa, J. R. Britton, & M. L. Orsi, 2017. Impoundments facilitate a biological invasion: Dispersal and establishment of non-native armoured catfish *Loricariichthys platymetopon* (Isbrückler & Nijssen, 1979) in a neotropical river. *Limnologica Elsevier GmbH*. 62: 34–37, <http://dx.doi.org/10.1016/j.limno.2016.11.001>.

Casimiro, C. A. R., D. A. Z. Garcia, A. P. Vidotto-magnoni, J. R. Britton, A. A. Agostinho, F. S. De Almeida, & M. L. Orsi, 2018. Escapes of non-native fish from flooded aquaculture facilities: the case of Paranapanema River, southern Brazil. *Zoologia* 4689: 2011–2016.

Charles Darwin, 1859. *On the Origin of Species*. J. Murray, London.

Cianciaruso, M. V., I. A. Silva, & M. A. Batalha, 2009. Diversidades filogenética e funcional: Novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica* 9: 93–103.

Clavero, M., V. Hermoso, E. Aparicio, & F. N. Godinho, 2013. Biodiversity in heavily modified waterbodies: Native and introduced fish in Iberian reservoirs. *Freshwater Biology* 58: 1190–1201.

Cleveland, A., 1994. Nest site habitat preference and competition in *Gasterosteus aculeatus* and *G. wheatlandi*. *Copeia* 3: 698–704.

Colautti, R. I., & H. J. MacIsaac, 2004. A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and Distributions* 10: 135–141.

- Colautti, R. I., J. D. Parker, M. W. Cadotte, P. Pyšek, C. S. Brown, D. F. Sax, & D. M. Richardson, 2014. Quantifying the invasiveness of species. *NeoBiota* 27: 7–27.
- Colin, N., S. Villéger, M. Wilkes, A. De Sostoa, & A. Maceda-veiga, 2018. Functional diversity measures revealed impacts of non-native species and habitat degradation on species-poor freshwater fish assemblages. *Science of the Total Environment Elsevier B.V.* 625: 861–871, <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.12.316>.
- Córdova-Tapia, F., & L. Zambrano, 2015. La diversidad funcional en la ecología de comunidades F. *Ecosistemas revista científica de ecología y medio ambiente* 24: 78–87.
- Cornwell, W. K., D. W. Schilck, & D. D. Ackerly, 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 86: 1465–1471.
- Cucherousset, J., & J. D. Olden, 2011. Ecological impacts of non-native freshwater fishes. *Fisheries* 36: 215–230.
- D'Amato, M. E., M. M. Esterhuysen, B. C. W. Van Der Waal, D. Brink, & F. A. M. Volckaert, 2007. Hybridization and phylogeography of the Mozambique tilapia *Oreochromis mossambicus* in southern Africa evidenced by mitochondrial and microsatellite DNA genotyping. *Conservation Genetics* 8: 475–488.
- Darrigran, J. O., 2009. Governabilidade dos recursos hídricos e as bioinvasões In Damborenea, D. G. & C. (ed), *Introdução a biologia das invasões. O mexilhão dourado na América do Sul: biologia, dispersão, impacto, prevenção e controle.* : 141–154.
- Diehl, S., & P. Eklov, 1995. Effects of piscivore-mediated habitat use on resources, diet, and growth of perch. *Ecology* 76: 1712–1726.
- Dray, S., P. Choler, S. Dolédec, P. R. Peres-Neto, W. Thuiller, S. Pavoine, & C. J. F. Ter Braak, 2014. Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology* 95: 14–21.
- Elton, C. S., 1958. *The ecology of invasions by plants and animals.* Methuen, London.
- Espínola, L. A., & H. F. Júlio Junior, 2007. Espécies invasoras: concertos, modelos e atributos. *Interciencia* 32: 580–585.
- Fitzgerald, D. B., M. Tobler, & K. O. Winemiller, 2016. From richer to poorer: successful invasion by freshwater fishes depends on species richness of donor and recipient basins. *Global change biology* 22: 2440–2450.
- Flynn, D. F. B., N. Molinari, B. B. Lin, & M. M. Mayfield, 2009. Loss of functional diversity under land use intensification across multiple taxa. *Ecology Letters* 12: 22–33.
- Fridley, J. D., J. J. Stachowicz, S. Naeem, D. F. Sax, E. W. Seabloom, M. D. Smith, & T. J. Stohlgren, 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *The Ecological Society of America* 88: 3–17.
- Froese, R., 2006. Cube law, condition factor and weight-length relationships: History, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology* 22: 241–253.
- Froese, R., & D. Pauly, 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. , www.fishbase.org.
- Gamfeldt, L., H. Hillebrand, & P. R. Jonsson, 2008. Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology* 89: 1223–1231.

- García-Berthou, E., 2007. The characteristics of invasive fishes: What has been learned so far? *Journal of Fish Biology* 71: 33–55.
- Garcia, D. A. Z., M. C. Hernandez, Â. T. Silva-Souza, & M. L. Orsi, 2015. Establishment of non-native predator (Pisces, Erythrinidae) in a tributary of the Upper Paraná River basin, south Brazil. *Neotropical Biology and Conservation* 10: 177–181.
- Gause, G. F., 1934. *The struggle for existence*. Hafner Pub. Co., New York.
- Gois, K. S., F. M. Pelicice, L. C. Gomes, & A. A. Agostinho, 2015. Invasion of an Amazonian cichlid in the Upper Parana River: facilitation by dams and decline of a phylogenetically related species. *Hydrobiologia* 746: 401–413.
- Gomes, L. C., & A. A. Agostinho, 1997. Influence of the flooding regime on the nutritional state and juvenile recruitment of the curimba, *Prochilodus scrofa*, Steindachner, in upper Paraná River, Brazil. *Fisheries Management and Ecology* 4: 263–274.
- Gozlan, R. E., J. R. Britton, I. Cowx, & G. H. Copp, 2010. Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology* 76: 751–786.
- Gozlan, R. E., E. J. Peeler, M. Longshaw, S. St-Hilaire, & S. W. Feist, 2006. Effect of microbial pathogens on the diversity of aquatic populations, notably in Europe. *Microbes and Infection* 8: 1358–1364.
- Grabowska, J., & M. Przybylski, 2015. Life-history traits of non-native freshwater fish invaders differentiate them from natives in the Central European bioregion. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 25: 165–178.
- Granzotti, R. V., L. E. Miranda, A. A. Agostinho, & L. C. Gomes, 2018. Downstream impacts of dams: shifts in benthic invertivorous fish assemblages. *Aquatic Sciences Springer International Publishing* 80: 1–14, <http://dx.doi.org/10.1007/s00027-018-0579-y>.
- Guidelli, G., W. L. G. Tavechio, R. M. Takemoto, & G. C. Pavanelli, 2006. Fauna parasitária de *Leporinus lacustris* e *Leporinus friderici* (Characiformes, Anostomidae) da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum - Biological Sciences* 28: 281–290.
- Hardin, G., 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131: 1292–1297.
- Havel, J. E., C. E. Lee, & M. J. Vander Zanden, 2005. Do reservoirs facilitate invasions into landscapes? *Bio Science* 55:.
- Hill, A. M. O., & A. J. E. Smith, 1976. Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *TAXON* 25: 249–255.
- Hillebrand, H., & B. Matthiessen, 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters* 12: 1405–1419.
- Hixon, M. A., 1980. Competitive Interactions between California reef fishes of the genus *Embiotoca*. *Ecology* 61: 918–931.
- Hutchinson, G. E., 1953. *Academy of natural sciences. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 105: 1–12.
- Järvenpää, M., & K. Lindström, 2011. Algal blooms decrease care but increase egg survival in a fish with paternal care. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 2023–2028.
- Johnson, P. T., J. D. Olden, & M. J. Vander Zanden, 2008. Dam invaders: impoundments

- facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 357–363.
- Johnsson, J. I., 2009. Behavioural defenses in fish In Zaccane, G., C. Perrière, A. Mathis, & B. G. Kapoor (eds), *Fish defenses*. Science Publishers, Jersey: 394.
- Júlio Jr, H. F., C. Dei Tós, A. A. Agostinho, & C. S. Pavanelli, 2009. A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the upper rio Paraná basin. *Neotropical Ichthyology* 7: 709–718.
- Kuczynski, L., J. Côte, A. Toussaint, S. Brosse, L. Buisson, & G. Grenouillet, 2018. Spatial mismatch in morphological, ecological and phylogenetic diversity, in historical and contemporary European freshwater fish faunas. *Ecography* 41: 1665–1674.
- Laliberté, E., P. Legendre, & B. Shipley, 2014. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package. , <http://www.elaliberte.info/publications>.
- Lanari, M. D. O., & R. Coutinho, 2010. Biodiversidade e funcionamento de ecossistemas: síntese de um paradigma e sua expansão em ambientes marinhos. *Oecologia Australis* 14: 959–988.
- Langeani, F., R. M. C. Castro, O. T. Oyakawa, O. A. Shibatta, C. S. Pavanelli, & L. Casatti, 2007. Diversidade da ictiofauna do Alto Rio Paraná : composição atual e perspectivas futuras Introdução O Alto Paraná é área complexa devido às atividades tectônicas. *Biota Neotropica* 7: 181–197.
- Latini, A. O., & M. Petrere Jr., 2004. Reduction of a native fish fauna by alien species: an example from Brazilian freshwater tropical lakes. *Fisheries Management and Ecology* 11: 71–79.
- Legendre, P., & S. Dray, 2008. Testing the Species Traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89: 3400–3412, <http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/08-0349.1>.
- Legendre, P., & L. Legendre, 1998. *Numerical ecology*. Elsevier Science, Amsterdam.
- Legendre, P., & L. Legendre, 2012. *Numerical ecology*. Elsevier, Montréal.
- Li, S. peng, M. W. Cadotte, S. J. Meiners, Z. shuang Hua, H. yue Shu, J. tian Li, & W. sheng Shu, 2015. The effects of phylogenetic relatedness on invasion success and impact: Deconstructing Darwin’s naturalisation conundrum. *Ecology Letters* 18: 1285–1292.
- Liew, J. ia H., H. H. Tan, & D. C. J. Yeo, 2016. Dammed rivers: impoundments facilitate fish invasions.
- Lockwood, J. L., P. Cassey, & T. Blackburn, 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 223–228.
- MacArthur, R., & R. Levins, 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377–385.
- Mack, R. N., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout, & F. A. Bazzaz, 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10: 689.
- MacNeil, C., & J. Prenter, 2000. Differential microdistributions and interspecific interactions

- in coexisting native and introduced *Gammarus* spp. (Crustacea: Amphipoda). *Journal of Zoology* 251: 377–384.
- Marcucci, K. M. I., M. L. Orsi, & O. A. Shibatta, 2005. Abundância e aspectos reprodutivos de *Loricariichthys platymetopon* (Siluriformes, Loricariidae) em quatro trechos da represa Capivara, médio rio Paranapanema. *Iheringia. Série Zoologia* 95: 197–203.
- Mason, N. W. H., D. Mouillot, W. G. Lee, & J. B. Wilson, 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112–118.
- McCune, B., & J. B. Grace, 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MjM software design, Gleneden Beach.
- McDowall, R. M., 2006. Crying wolf, crying foul, or crying shame: Alien salmonids and a biodiversity crisis in the southern cool-temperate galaxioid fishes?. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 16: 233–422.
- Mori, A. S., T. Furukawa, & T. Sasaki, 2013. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biological Reviews* 88: 349–364.
- Mouillot, D., O. Dumay, & J. A. Tomasini, 2007. Limiting similarity, niche filtering and functional diversity in coastal lagoon fish communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71: 443e456.
- Mouillot, D., N. A. J. Graham, S. Villéger, N. W. H. Mason, & D. R. Bellwood, 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 167–177.
- Moyle, P. B., 2006. Predicting Invasion success: freshwater fishes in California as a model. *Bioscience* 56: 515–524.
- Muniz, C. M., M. J. M. Ganassin, A. A. Agostinho, & L. C. Gomes, 2019. Spatial and environmental factors predict the composition of non-native fish assemblages in Neotropical reservoirs. *Biological Invasions Springer International Publishing* 22: 499–508, <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02105-7>.
- Nordheimer, R., & J. M. Jeschke, 2018. Disturbance Hypothesis In Jeschke, J. M., & T. Heger (eds), *Invasion biology: invasion biology hypotheses and evidence*. CABI, Boston: 177.
- Olden, J. D., N. L. Poff, & K. R. Bestgen, 2006. Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado River Basin. *Ecological Monographs* 76: 1–7.
- Oliveira, A. G., M. T. Baumgartner, L. C. Gomes, R. M. Dias, & A. A. Agostinho, 2018. Long-term effects of flow regulation by dams simplify fish functional diversity. *Freshwater Biology* 63: 293–305.
- Orsi, M. L., & A. A. Agostinho, 1999. Introdução de espécies de peixes por escapes acidentais de tanques de cultivo em rios da Bacia do Rio Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 16: 557–560.
- Orsi, M. L., & J. R. Britton, 2014. Long-term changes in the fish assemblage of a neotropical hydroelectric reservoir. *Journal of Fish Biology* 86: 1964–1970.
- Ortega, J. C. G., H. F. Júlio, L. C. Gomes, & A. A. Agostinho, 2015. Fish farming as the main driver of fish introductions in Neotropical reservoirs. *Hydrobiologia* 746: 147–158.

- Ota, R. R., G. de C. Deprá, W. J. Graça, & C. S. Pavanelli, 2018. Ten years after “Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes”: revised, annotated and updated. 16: 109.
- Pavoine, S., 2020. *adiv: Analysis of diversity.* , <https://cran.r-project.org/package=adiv>.
- Peláez, O., 2019. Changes in taxonomic composition result in changes in traits composition across time and space in Neotropical fishes. Universidade Estadual de Maringá.
- Peláez, O., & C. S. Pavanelli, 2018. Environmental heterogeneity and dispersal limitation explain different aspects of β -diversity in Neotropical fish assemblages. *Freshwater Biology* 64: 497–505.
- Pelicice, F. M., V. M. . Azevedo-santos, J. R. S. Vitule, M. L. Orsi, D. P. Lima Jr., A. L. B. Magalhães, P. S. Pompeu, M. Petrere Jr., & A. A. Agostinho, 2017. Neotropical freshwater fishes imperilled by unsustainable policies. *Fish and Fisheries* 1–15.
- Pelicice, F. M., J. R. S. Vitule, D. P. Lima Junior, M. L. Orsi, & A. A. Agostinho, 2014. A serious new threat to brazilian freshwater ecosystems: The naturalization of nonnative fish by decree. *Conservation Letters* 7: 55–60.
- Pereira, L. S., A. A. Agostinho, & L. C. Gomes, 2015. Eating the competitor: a mechanism of invasion. *Hydrobiologia* 746: 223–231.
- Pereira, L. S., F. T. Mise, L. F. C. Tencatt, M. T. Baumgartner, & A. A. Agostinho, 2017a. Is coexistence between non-native and native Erythrinidae species mediated by niche differentiation or environmental filtering? A case study in the upper Paraná River floodplain. *Neotropical Ichthyology* 15: e160142.
- Pereira, L. S., R. de A. F. Neves, I. C. Miyahira, B. Kozlowsky-Suzuki, C. W. C. Branco, J. C. de Paula, & L. N. dos Santos, 2018. Non-native species in reservoirs: how are we doing in Brazil?. *Hydrobiologia Springer International Publishing* 817: 71–84, <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3446-2>.
- Petchey, O. L., & K. J. Gaston, 2006. Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741–758.
- Philippsen, J. S., M. Hauser, & E. Benedito, 2015. Isotopic niches of sympatric native and exotic fish species in a neotropical floodplain. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 87: 825–833.
- Pinto, L., L. Rattis, T. Calaça, & B. Travassos, 2012. Ocorrência de grupos funcionais de peixes em dois rios amazônicos com diferentes transparências de águas In Peixoto, P. E. C., & P. E. D. Bobrowiec (eds), *Livro do curso Ecologia da Floresta Amazônica*. PDBFF/INPA, Manaus: 90.
- Polania, C., L. Pla, & F. Casanoves, 2011. Diversidad funcional y servicios ecosistémicos In Casanoves, F., L. Pla, & J. A. Di Rienzo (eds), *Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos*. Turrialba: 105.
- Pombo, M., M. R. Denadai, & A. Turra, 2013. Seasonality, dietary overlap and the role of taxonomic resolution in the study of the diet of three congeneric fishes from a tropical bay. *PLoS ONE* 8: 1–10.
- R Core Team, 2019. *The R Project for Statistical Computing.* , <https://www.r-project.org/>.
- Rabuffetti, A. P., E. Abrial, L. A. Espínola, M. L. Amsler, E. G. Eberle, M. C. M. Blettler, &

- A. R. Paira, 2017. Influence of hydrology on the fish body condition in a large subtropical floodplain. *Neotropical Ichthyology* 15: 1–10.
- Rahel, F. J., 2007. Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater Biology* 52: 696–710.
- Rao, C. R., 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical Population Biology* 21: 24–43.
- Ribeiro, F., B. Elvira, M. J. Collares-Pereira, & P. B. Moyle, 2008. Life-history traits of non-native fishes in Iberian watersheds across several invasion stages: A first approach. *Biological Invasions* 10: 89–102.
- Richardson, D. M., P. P. Y. S. Ek, M. Rejmánek, M. G. Barbour, F. D. Panetta, & C. J. West, 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6: 93–107.
- Ricklefs, R. E., & D. Schluter, 1993. Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives. .
- Ricotta, C., F. de Bello, M. Moretti, M. Caccianiga, B. E. L. Cerabolini, & S. Pavoine, 2016. Measuring the functional redundancy of biological communities: a quantitative guide. *Methods in Ecology and Evolution* 7: 1386–1395.
- Rodrigues, A. C., H. S. de Santana, M. T. Baumgartner, & L. C. Gomes, 2018. Coexistence between native and nonnative species: the invasion process and adjustments in distribution through time for congeneric piranhas in a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia* 817: 279–291.
- Sagouis, A., J. Cucherousset, S. Villéger, F. Santoul, & S. Boulétreau, 2015. Non-native species modify the isotopic structure of freshwater fish communities across the globe. *Ecography* 38: 979–985.
- Sampaio, A. B., & I. B. Schmidt, 2013. Espécies exóticas invasoras em unidades de conservação federais do Brasil. *Biodiversidade Brasileira* 2: 32–49.
- Santos, L. N., A. A. Agostinho, A. F. G. N. Santos, & E. García-Berthou, 2019. Reconciliation ecology in Neotropical reservoirs: can fishing help to mitigate the impacts of invasive fishes on native populations? *Hydrobiologia* 826: 183–193.
- Santos, L. N., E. García-Berthou, A. A. Agostinho, & J. D. Latini, 2011. Fish colonization of artificial reefs in a large Neotropical reservoir: Material type and successional changes. *Ecological Applications* 21: 251–262.
- Sharma, S., M. J. Vander Zanden, J. J. Magnuson, & J. Lyons, 2011. Comparing climate change and species invasions as drivers of coldwater fish population extirpations. *PLoS ONE* 6: .
- Shuai, F., S. Lek, X. Li, & T. Zhao, 2018. Biological invasions undermine the functional diversity of fish community in a large subtropical river. *Biological Invasions Springer International Publishing* 20: 2981–2996, <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1751-y>.
- Smith, W. S., E. L. G. Espínola, & O. Rocha, 2005. As introduções de espécies de peixes exóticos e alóctones em bacias hidrográficas brasileiras In Rocha, O., E. L. G. Espíndola, N. Fenerich-Verani, R. J. Verani, & A. C. Riet-Zler (eds), *Espécies invasoras de águas doces: estudo de caso e propostas de manejo*. Editora da Universidade Federal de São Carlos, São

Carlos: 25–44.

Southwood, T. R. E., 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology* 46: 336–365.

StatSoft, I., 2014. STATISTICA (data analysis software system). www.statsoft.com.

Tilman, D., 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Tingley, R., B. L. Phillips, & R. Shine, 2011. Establishment success of introduced amphibians increases in the presence of congeneric species. *American Naturalist* 177: 382–388.

Villéger, S., N. W. H. Mason, & D. Mouillot, 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89: 2290–2301.

Villéger, S., J. R. Miranda, D. F. Hernández, & D. Mouillot, 2010. Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications* 20: 1512–1522.

Vitule, J. R. S., C. A. Freire, & D. Simberloff, 2009. Introduction of non-native freshwater fish can certainly be bad. *Fish and Fisheries* 10: 98–108.

Vitule, J. R. S., F. Skóra, & V. Abilhoa, 2012. Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Diversity and Distributions* 18: 111–120.

Winemiller, K. O., 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia* 225–241, <http://link.springer.com/article/10.1007/BF00379810>.

Yonekura, R., Y. Kohmatsu, & M. Yuma, 2007. Difference in the predation impact enhanced by morphological divergence between introduced fish populations. *Biological Journal of the Linnean Society* 91: 601–610.

Zhao, T., S. Villéger, & J. Cucherousset, 2019. Accounting for intraspecific diversity when examining relationships between non-native species and functional diversity. *Oecologia Springer Berlin Heidelberg* 189: 171–183, <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4311-3>.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O número de espécies de peixes não nativas e a sua abundância na planície de inundação do alto rio Paraná tem aumentado de forma acelerada ao longo do tempo como consequência de atividades antrópicas, nas que se destacam a construção de barragens, atividades de piscicultura, aquariofilia e pesca esportiva. As espécies não nativas representam uma grande ameaça a biodiversidade da Planície, pois estas não apenas podem reduzir populações de espécies nativas a traves de competição e predação, mas também alteraram seus padrões de distribuição espacial e papéis funcionais na comunidade local com repercussões nos processos ecológicos. O estudo diversidade funcional facilita a compreensão das funções das espécies dentro de uma comunidade. A avaliação dos padrões de diversidade funcional das espécies de peixes nativos e não nativos, de forma separada, permitiu identificar que as espécies não nativas da planície de inundação do alto rio Paraná, estão impactando negativamente as espécies nativas e suas características funcionais, a traves de alterações nos padrões de diversidade funcional, tais como riqueza, divergência e redundância funcional. Essa é uma grande preocupação, uma vez que tem sido demonstrado que a diversidade funcional dos peixes afeta a estrutura e a função do ecossistema aquático. De igual forma, a análise da coexistência de espécies nativas e não nativas filogeneticamente relacionadas sugere que algumas espécies como *A. militaris*, *S. maculatus*, *S. altoparanae* e *S. nasutus* estão sendo gradualmente substituídas pelas suas congêneras não nativas, o que pode acelerar o processo de a homogeneização biótica na planície. Assim, dado que todas as espécies desempenham funções determinadas nos ecossistemas, a exclusão de qualquer uma das espécies nativas pode ter consequências nos bens e serviços ecossistêmicos. Dessa forma, é recomendável a realização de estudos mais aprofundados da história de vida das espécies não-nativas na planície e em outros ecossistemas aquáticos, a fim de evitar o máximo de efeitos indesejados decorrentes da invasão de espécies.

(Valenciennes, 1850)*

<i>Brycon orbignyanus</i> (Valenciennes, 1850)	Herbivore	Terminal	0.0320	0.0208	Bentico	1	515	0	0	0	-	-	-	-	40_44
<i>Salminus brasiliensis</i> (Cuvier, 1816)	Piscivore	Terminal	0.0202	0.0175	Bentico	1	665	0	0	0	250.2	856575	0.7000	Única	1,3,4,23,43,145,159_161,176
<i>Salminus hilarii</i> Valenciennes, 1850	Piscivore	Terminal	0.0133	0.0187	Bentico	1	320	0	0	0	378.0	1555291	1.3503	Única	1,4,13,43,161,176
Characidae															
<i>Astyanax</i> aff. <i>fasciatus</i> (Cuvier, 1819)	Omnivore	Terminal	0.0267	0.0218	Bentico	0	101	0	0	0	50.3	7240	0.5800	Única	30,31,176
<i>Astyanax lacustris</i> (Lütken, 1875)	Insectivore	Terminal	0.0215	0.0301	Bentico	0	125	0	0	0	54.4	7442.77	0.6800	Multiples	21,32_34
<i>Astyanax</i> aff. <i>paranae</i> Eigenmann, 1914	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Astyanax schubarti</i> Britski, 1964	Herbivore	Terminal	0.0124	0.0239	Bentico	0	91	0	0	0	43.5	2884	0.6000	Única	35,176
<i>Moenkhausia</i> cf. <i>gracilima</i> Eigenmann, 1908	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Moenkhausia</i> aff. <i>intermedia</i> Eigenmann, 1908	Omnivore	Terminal	0.0142	0.0503	Bentico	0	328	0	0	0	41.9	18949.2	0.7100	Única	35,111,124,175
<i>Moenkhausia bonita</i> Benine, Castro, Sabino, 2004	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Moenkhausia forestii</i> Benine, Mariguela, Oliveira, 2009*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oligosarcus pintoii</i> Campos, 1945	Piscivore	Terminal	0.0097	0.0336	Bentico	0	60	0	0	0	-	-	-	-	21,30
<i>Psellogrammus kennedyi</i> (Eigenmann, 1903)*	Insectivore	Terminal	0.0179	0.0267	Bentico	0	53	0	0	1	25.7	25000	0.2833	Multiples	23,147,174
<i>Galeocharax gulo</i> (Cope, 1870)	Piscivore	Subterminal	0.0235	0.0149	Bentico	0	232	0	0	0	103.6	10049.3	1.0200	Multiples	13,54,76,175
<i>Roeboides descavadensis</i> Fowler, 1932*	Omnivore	Terminal	0.0173	0.0184	Bentico	0	105	0	0	0	43.0	280	0.9200	Multiples	14,111,158
Cheirodontinae															
<i>Odontostilbe avanhandava</i> Chuctaya, Bührnheim, Malabarba, 2018	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Serrapinnus notomelas</i> (Eigenmann, 1915)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Curimatidae															

<i>Cyphocharax modestus</i> (Fernández-Yépez, 1948)	Detritivore	Terminal	0.0056	0.0302	Bentico	0	170	0	0	0	86.7	15948.4	0.6800	Multiples	20,30,175
<i>Cyphocharax nagelii</i> (Steindachner, 1881)	Detritivore	Terminal	0.0080	0.0250	Bentico	0	165	0	0	0	82.6	4787.25	0.5600	Única	20,65,175
<i>Steindachnerina brevipinna</i> (Eigenmann, Eigenmann, 1889)*	Detritivore	Subterminal	0.0065	0.0262	Demersal	0	160	0	0	0	96.8	56353.5	0.4874	Única	20,21
<i>Steindachnerina insculpta</i> (Fernández-Yépez, 1948)	Detritivore	Subterminal	0.0079	0.0024	Bentico	0	160	0	0	0	71.7	33503.1	0.4637	Única	20,111
Cynodontidae															
<i>Rhaphiodon vulpinus</i> Spix, Agassiz, 1829	Piscivore	Upper	0.0161	0.0297	Pelágico	1	657	0	0	0	360.0	215841	0.9800	Única	3,4,156,178
Erythrinidae															
<i>Erythrinus erythrinus</i> (Bloch, Schneider, 1801)*	Piscivore	Terminal	0.0197	0.0248	Demersal	0	220	1	0	2	99.2	43748	1.2000	Multiples	39,71,72,179
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> (Agassiz, 1829)*	Piscivore	Terminal	0.0220	0.0265	Pelágico	0	275	2	0	3	127.1	49207.7	1.1272	Multiples	88_90,176
<i>Hoplias argentiniensis</i> Rosso, González-Castro, Bogan, Cardoso, Mabrugaña, Delpiani, & Díaz de Astarloa, 2018	Piscivore	Terminal	0.0168	0.0399	Bentico	0	400	2	0	3	193.7	38469.9	1.2244	Multiples	3
<i>Hoplias mbigua</i> Azpelicueta, Benítez, Aichino, Mendez, 2015*	Piscivore	Terminal	0.0173	0.0187	Bentico	0	403	2	0	3	230.4	21156.2	1.2839	Multiples	3,4,21,32,40,91,92
<i>Hoplias</i> sp. 2	Piscivore	Terminal	0.0190	0.0225	Bentico	0	400	2	0	3	197.7	43973	1.3085	Multiples	3
Hemiodontidae															
<i>Hemiodus orthonops</i> Eigenmann, Kennedy, 1903*	Detritivore	Terminal	0.0169	0.0409	Bentico	0	315	0	0	0	139.2	188000	0.7900	Única	23,86,87,177
Parodontidae															
<i>Apareiodon affinis</i> (Steindachner, 1879)	Detritivore	Lower	0.0105	0.0236	Bentico	0	150	0	0	1	139.2	188000	0.7900	Única	18_22,180
<i>Parodon nasus</i> Kner, 1859	Detritivore	Subterminal	0.0088	0.0219	Bentico	0	117	0	0	0	-	-	-	-	22,30
Prochilodontidae															
<i>Prochilodus lineatus</i> (Valenciennes, 1836)	Detritivore	Terminal	0.0070	0.0119	Bentico	1	471	0	0	0	250.2	1280722	0.9800	Única	7,23,103,145,175
Serrasalmididae															
<i>Colossoma macropomum</i> (Cuvier,	Herbivore	Terminal	0.0388	0.0371	Bentico	1	368	0	0	0	180.8	1176817	0.0013	Única	172,173

1818)*															
<i>Metynnys lippincottianus</i> (Cope, 1870)*	Herbivore	Terminal	0.0230	0.0460	Pelágico	0	153	0	0	0	80.6	11990.5	1.0783	Múltiple	18,119,120
<i>Myloplus tiete</i> (Eigenmann, Norris, 1900)	Herbivore	Terminal	0.0268	0.0215	Bentico	0	242	0	0	0	121.0	7000	2.3260	Única	14,127,176
<i>Piaractus mesopotamicus</i> (Holmberg, 1887)	Herbivore	Terminal	0.0284	0.0115	Demersal	1	480	0	0	0	264.3	1960970	0.1658	Única	1,130,131
<i>Serrasalmus maculatus</i> Kner, 1858	Piscivore	Terminal	0.0252	0.0250	Pelágico	0	263	2.5	0	2	127.1	34177.8	1.4078	Múltiple	21,23,83,166
<i>Serrasalmus marginatus</i> Valenciennes, 1837*	Omnivore	Terminal	0.0209	0.0290	Bentico	0	527	2.5	0	2	122.0	68082.2	1.2339	Múltiple	21,32,83,111, 166
Stevardiinae															
<i>Piabarchus stramineus</i> (Eigenmann, 1908)	Insectivore	Terminal	0.0320	0.0414	Bentico	0	60	0	0	0	21.0	1015.73	0.4400	Única	21,45,46
Triporthidae															
<i>Triporthus nematurus</i> (Kner, 1858)*	Insectivore	Upper	0.0256	0.0186	Demersal	0	160	0	0	0	-	-	-	-	171
CICHLIFORMES															
Cichlidae															
<i>Aequidens plagiozonatus</i> Kullander, 1984*	Omnivore	Terminal	0.0050	0.0581	Bentico	0	100	5.5	0	5	40.2	736	1.7500	Múltiple	7_12,174
<i>Astronotus crassipinnis</i> (Heckel, 1840)*	Invertivore	Terminal	0.0023	0.0829	Bentico	0	270	4	0	5	130.3	3452	2.9273	Múltiple	7,10,28,29
<i>Cichla kelberi</i> Kullander, Ferreira, 2006*	Piscivore	Terminal	0.0110	0.0254	Bentico	0	442	6	0	4	187.2	15694.1	1.6087	Múltiple	10,52_54
<i>Cichla piquiti</i> Kullander, Ferreira, 2006*	Piscivore	Terminal	0.0113	0.0251	Bentico	0	410	6	0	4	184.0	13663.1	1.6017	Múltiple	10,54_56
<i>Cichlasoma paranaense</i> Kullander, 1983	Piscivore	Terminal	0.0053	0.0746	Bentico	0	138	5	0	4	68.9	835.04	1.5100	Múltiple	10,21,57_60, 175
<i>Crenicichla britskii</i> Kullander, 1982	Insectivore	Terminal	0.0073	0.0264	Bentico	0	208	3	0	4	78.6	955.46	2.0500	Única	8,10,21,34,61 _63,175
<i>Crenicichla haroldoi</i> Luengo, Britski, 1974	Insectivore	Terminal	0.0127	0.0192	Bentico	0	184	3	0	4	-	-	-	-	8,10,61,64
<i>Crenicichla jaguarensis</i> Haseman, 1911	Piscivore	Terminal	0.0088	0.0182	Bentico	0	204	3	0	4	-	-	-	-	8,10,61,64
<i>Crenicichla jupiaensis</i> Britski, Luengo, 1968	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Geophagus sveni</i> Lucinda, Lucena, Assis, 2010*	Invertivore	Terminal	0.0014	0.0341	Demersal	0	220	4	0	4	104.8	250	1.5000	Múltiple	10,77_81,175
<i>Laetacara araguaiaae</i> Ottoni, Costa, 2009*	Invertivore	Terminal	0.0352	0.0597	Bentico	0	78	4	0	3	36.2	1602	1.9000	Múltiple	10,108,109
<i>Satanoperca</i> sp.*	Detritivore	Terminal	0.0013	0.0377	Bentico	0	204	5	0	4	102.8	1646	2.0300	Múltiple	10,20,83,111

CYPRINODONTIFORMES

Sciaenidae

<i>Plagioscion squamosissimus</i> (Heckel, 1840)*	Piscivore	Terminal	0.0124	0.0215	Bentico	0	460	0	0	4	212.3	108314	0.5300	Multiple	3,4,135_137,175
---	-----------	----------	--------	--------	---------	---	-----	---	---	---	-------	--------	--------	----------	-----------------

GYMNOTIFORMES

Apteronotidae

<i>Apteronotus ellisi</i> (Arámburu, 1957)	Omnivore	Terminal	0.0129	0.0031	Bentico	0	455	0	0	0	261.6	266	2.8000	Multiple	13,27
<i>Apteronotus acidops</i> Triques, 2011_acidops	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Apteronotus</i> aff. <i>albifrons</i> (Linnaeus, 1766)*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Apteronotus</i> cf. <i>caudimaculosus</i> Santana, 2003*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Gymnotidae

<i>Gymnotus inaequilabiatus</i> (Valenciennes, 1839)	Insectivore	Upper	0.0170	0.0032	Bentico	0	790	0	0	0	182.0	10360.1	1.7491	Multiple	21,27,34,82
<i>Gymnotus pantanal</i> Fernandes, Albert, Daniel-Silva, Lopes, Crampton, Almeida-Toledo, 2005*	Insectivore	Upper	0.0193	0.0026	Demersal	0	635	1	0	0	83.0	330.759	1.4840	Multiple	21,27,82,83
<i>Gymnotus paraguensis</i> Albert, Crampton, 2003*	Insectivore	Upper	0.0256	0.0026	Bentico	0	795	1	0	0	-	-	-	-	21,27,82
<i>Gymnotus sylvius</i> Albert, Fernandes-Matioli, 1999	Invertivore	Terminal	0.0162	0.0035	Bentico	0	730	0	0	0	294.6	1636.1	2.3746	Multiple	83_85

Hypopomidae

<i>Brachyhypopomus gauderio</i> Giora, Malabarba, 2009*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	27,38,39
---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	----------

Rhamphichthyidae

<i>Rhamphichthys hahni</i> (Meinken, 1937)*	Invertivore	Terminal	0.0065	0.0015	Bentico	0	800	0	0	0	444.0	1085	3.0000	Multiple	27,29,39,155
---	-------------	----------	--------	--------	---------	---	-----	---	---	---	-------	------	--------	----------	--------------

Sternopygidae

<i>Eigenmannia guairaca</i> Peixoto, Dutra, Wosiacki, 2015	Insectivore	Subterminal	0.0154	0.0018	Bentico	0	305	1	0	0	-	-	-	-	170
<i>Eigenmannia trilineata</i> López, Castello, 1966	Insectivore	Subterminal	0.0126	0.0018	Bentico	0	245	1	0	0	123.0	2217	1.5600	Multiple	23,27,68,69
<i>Eigenmannia virescens</i> (Valenciennes, 1836)	Insectivore	Subterminal	0.0142	0.0017	Bentico	0	384	1	0	0	154.9	531.96	1.9000	Multiple	23,27,29,40,70,175

<i>Sternopygus macrurus</i> (Bloch, Schneider, 1801)	Invertivore	Terminal	0.0166	0.0018	Bentico	0	540	2	0	0	280.0	1639	2.3000	Multiplicação	27,30,39,83
MYLIOBATIFORMES															
Potamotrygonidae															
<i>Potamotrygon amandae</i> Loboda, Carvalho, 2013*	Omnivore	Lower	0.0112	0.0400	Bentico	0	550	12	1	5	353.2	11	10.0000	Única	143,144
<i>Potamotrygon cf. falkneri</i> Castex, Maciel, 1963*	Omnivore	Lower	0.0139	0.0419	Bentico	0	480	12	1	5	403.7	8	10.0000	Única	143,144
PLEURONECTIFORMES															
Achiridae															
<i>Catathyridium jenynsii</i> (Günther, 1862)*	Piscivore	Terminal	0.0249	0.0475	Demersal	0	234	0	0	2	104.2	8782.2	0.5000	Multiplicação	49
SILURIFORMES															
Auchenipteridae															
<i>Ageneiosus inermis</i> (Linnaeus, 1766)*	Invertivore	Subterminal	0.0289	0.0169	Pelágico	0	452	0	1	2	242.1	51915.9	1.2608	Multiplicação	13_15
<i>Ageneiosus militaris</i> Valenciennes, 1836	Piscivore	Subterminal	0.0215	0.0114	Pelágico	0	332	0	0	2	153.7	10097	1.6613	Multiplicação	13,16
<i>Ageneiosus ucayalensis</i> Castelnaud, 1855*	Invertivore	Subterminal	0.0248	0.0106	Pelágico	0	305	0	1	2	147.2	20000	1.8500	Multiplicação	13,15,17,180
<i>Auchenipterus osteomystax</i> (Miranda Ribeiro, 1918)*	Invertivore	Subterminal	0.0143	0.0155	Bentico	0	268	1	1	2	136.3	2466	1.3200	Multiplicação	19,23,36,37
<i>Parauchenipterus galeatus</i> (Linnaeus, 1766)*	Omnivore	Terminal	0.0278	0.0316	Demersal	0	260	0	1	4	123.0	750	1.9000	Multiplicação	15,32,111
Callichthyidae															
<i>Callichthys callichthys</i> (Linnaeus, 1758)	Invertivore	Subterminal	0.0083	0.0333	Demersal	0	193	3	0	5	104.2	8782.2	0.5000	Multiplicação	8,30,47,48,179
<i>Hoplosternum littorale</i> (Hancock, 1828)	Invertivore	Terminal	0.0072	0.0308	Demersal	0	226	3	0	4	95.2	709.99	1.5200	Multiplicação	20,29,47,48,93_95,175
<i>Leptoplosternum pectorale</i> (Boulenger, 1895)*	Invertivore	Terminal	0.0257	0.3128	Demersal	0	82	2	0	4	-	-	-	-	114
Clariidae															
<i>Clarias gariepinus</i> (Burchell, 1822)*	Omnivore	Terminal	0.0146	0.0108	Bentico	0	825	0	0	0	318.9	316891	1.6600	Multiplicação	168
Doradidae															
<i>Ossancora eigenmanni</i> (Boulenger, 1895)*	Herbivore	Lower	0.0202	0.0291	Demersal	0	106	0	0	5					15,128
<i>Platydoras armatulus</i> (Valenciennes, 1840)*	Detritivore	Lower	0.0539	0.0299	Demersal	0	157	0	0	4	71.7	36328	0.7600	Multiplicação	140_142
<i>Pterodoras granulosus</i>	Herbivore	Terminal	0.0467	0.0276	Demersal	1	605	0	0	4	337.0	296000	1.0600	Multiplicação	15,23

(Valenciennes, 1821)*														e	
<i>Rhinodoras dorbignyi</i> (Kner, 1855)	Detritivore	Lower	0.0175	0.0189	Demersal	0	225	0	0	4	105.6	12560.4	0.9400	Única	13,146,157,175
<i>Trachydoras paraguayensis</i> (Eigenmann, Ward, 1907)*	Detritivore	Lower	0.0127	0.0403	Bentico	0	130	0	0	4	75.0	22400.1	0.9000	Multiplicação	3,103,111
Heptapteridae															
<i>Pimelodella avanhandavae</i> Eigenmann, 1917	Insectivore	Terminal	0.0261	0.0138	Demersal	0	183	0	0	3	95.2	1208.75	1.2900	Única	19,23,132,175
<i>Pimelodella gracilis</i> (Valenciennes, 1835)	Insectivore	Terminal	0.0231	0.0198	Demersal	0	180	0	0	3	95.2	10955	0.6400	Multiplicação	133
<i>Pimelodella taenioptera</i> Miranda-Ribeiro, 1914*	Omnivore	Terminal	0.0262	0.0136	Demersal	0	176	0	0	3	94.8	-	-	-	23,111,112
<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy, Gaimard, 1824)	Omnivore	Terminal	0.0348	0.0066	Bentico	0	250	0	0	3	126.7	25000	1.2000	Multiplicação	30,51,179
Hypostominae															
<i>Hypostomus albopunctatus</i> (Regan, 1908)	Detritivore	Lower	0.1201	0.0280	Demersal	0	255	2	0	5	145.2	-	-	-	97
<i>Hypostomus ancistroides</i> (Ihering, 1911)	Detritivore	Lower	0.1111	0.0328	Demersal	0	235	2	0	5	67.0	420.45	3.2900	Multiplicação	18,30,175
<i>Hypostomus cochliodon</i> Kner, 1854*	Detritivore	Lower	0.1094	0.0307	Bentico	0	325	2	0	5	154.1				18
<i>Hypostomus commersoni</i> Valenciennes, 1836*	Detritivore	Lower	0.1184	0.0286	Demersal	0	305	2	0	5	159.4	500	4.2000	Multiplicação	18,21
<i>Hypostomus hermanni</i> (Ihering, 1905)	Detritivore	Lower	0.1196	0.0309	Demersal	0	155	2	0	5	96.8	96	3.6000	Multiplicação	98,176
<i>Hypostomus iheringii</i> (Regan, 1908)	Detritivore	Lower	0.0970	0.0277	Demersal	0	186	2	0	5	115.0	308	3.7187	Multiplicação	168,169
<i>Hypostomus microstomus</i> Weber, 1987*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Hypostomus regani</i> (Ihering, 1905)	Detritivore	Lower	0.0657	0.0286	Demersal	0	340	2	0	5	149.3	1326.39	3.3325	Multiplicação	99,100
<i>Hypostomus</i> cf. <i>strigaticeps</i> (Regan, 1908)	Detritivore	Lower	0.0223	0.0148	Demersal	0	240	2	0	5	183.6	1072.63	4.1966	Única	98,101
<i>Hypostomus ternetzi</i> (Boulenger, 1895)*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Megalancistrus parananus</i> (Peters, 1881)	Detritivore	Lower	0.0448	0.0237	Demersal	0	465	2	0	5	212.7	13022	4.2900	Única	99
<i>Pterygoplichthys ambrosettii</i> (Holmberg, 1893)*	Detritivore	Lower	0.0565	0.0239	Demersal	0	462	3	0	6	264.4	3920	3.0000	Única	19,23

Loricariinae*Farlowella hahni*

Meinken, 1937*_hahni

- - - - - - - - - - - - - - - -

Loricaria prolixa

Isbrücker, Nijssen, 1978

Detritivore Lower 0.0275 0.0309 Demersal 0 465 3 0 6 187.6 429.2 4.2800 Única 83,115_117,175

*Loricariichthys**platymetopon* Isbrücker,

Nijssen, 1979*

Detritivore Lower 0.0983 0.0078 Demersal 0 355 3 0 6 195.7 1451 2.3200 Multipl e 20,21,115,118,175

Loricariichthys rostratus

Reis, Pereira, 2000*

Detritivore Lower 0.0304 0.0059 Demersal 0 261 3 0 6 121.4 619 2.7400 Multipl e 20,115

Pimelodidae*Hemisorubim**platyrhynchus*

(Valenciennes, 1840)

Piscivore Upper 0.0136 0.0235 Demersal 1 514 0 0 2 316.0 240000 0.6040 Única 1,14

*Hypophthalmus**oremaculatus* Nani,

Fuster, 1947*

Omnivore Terminal 0.0105 0.0266 Pelágico 0 440 0 0 2 258.0 100000 0.7500 Multipl e 8,15,18,181

Iheringichthys labrosus

(Lütken, 1874)*

Invertivore Subterminal 0.0308 0.0199 Demersal 0 280 0 0 2 137.2 10954.8 1.1200 Multipl e 23,102_106,175

Megalonema platanum

(Günther, 1880)

Piscivore Terminal 0.0325 0.0252 Demersal 0 300 0 0 0 - - - -

Pimelodus maculatus

Lacépède, 1803

Omnivore Subterminal 0.0185 0.0238 Bentico 1 380 0 0 2 177.5 76184.2 0.5860 Única 23,111,112

Pimelodus microstoma

Steindachner, 1877

Piscivore Terminal 0.0126 0.0220 Bentico 0 218 0 0 2 106.9

Pimelodus mysteriosus

Azpelicueta, 1998

Omnivore Terminal 0.0194 0.0153 Bentico 0 246 0 0 2 147.3 12059.3 0.4823 Única 23,111,112

Pimelodus ornatus Kner,

1858*

Omnivore Terminal 0.0201 0.0196 Bentico 1 316 0 0 2 161.0 54677.6 0.3952 Única 23,111,112,134

Pinirampus pirinampu

(Agassiz, 1829)

Piscivore Terminal 0.0237 0.0276 Demersal 1 590 0 0 2 320.9 189858 1.1800 Única 15,112,175

*Pseudoplatystoma**corruscans* (Spix,

Agassiz, 1829)

Piscivore Subterminal 0.0215 0.0178 Demersal 1 1096 0 0 2 652.0 1329400 0.5876 Única 56,112,149

*Pseudoplatystoma**reticulatum* Eigenmann,

Eigenmann,

1889*

Piscivore Subterminal 0.0218 0.0115 Bentico 1 344 0 0 2 626.0 1400924 0.9300 Única 149_152

Sorubim lima (Bloch,

Schneider, 1801)*

Piscivore Lower 0.0130 0.0093 Bentico 1 540 0 0 2 248.2 1200000 1.5400 Única 15,127,167

Zungaro jahu (Ihering,

1898)

Piscivore Terminal 0.0186 0.0129 Bentico 1 620 0 0 2 434.0 862405 1.6000 Única 127,168,169

Pseudopimelodidae*Pseudopimelodus**mangurus*

(Valenciennes, 1835)

- - - - - - - - - - - - - - - -

Rhinelepininae*Rhinelepis aspera* Spix,

Detritivore Lower 0.1546 0.0236 Demersal 1 625 0 0 5 288.0 181200 1.3200 Única 99,115

Agassiz, 1829

SYNBRANCHIFORMES

Synbranchidae

Synbranchus
marmoratus Bloch,
1795

Piscivore	Terminal	0.0202	0.0236	Demersal	0	597	4	0	0	255.9	500	3.4000	Multipl e	167,71,179
-----------	----------	--------	--------	----------	---	-----	---	---	---	-------	-----	--------	--------------	------------

REFERÊNCIAS

- 1 Agostinho AA, Gomes LC, Suzuki HI, Júlio-Júnior HF. Migratory fishes of the upper Paraná River basin, Brazil. In: Carolsfeld J, Harvey B, Ross C, Baer A, editors. *Migratory fishes of South America: biology, fisheries and conservation status*. Victoria: IDRC and the World Bank; 2003. pp. 23–78. doi:10.1596/1-5525-0114-0
- 2 Peret AM. Dinâmica da alimentação de peixes piscívoros da represa de Três Marias (MG). Universidade Federal de São Carlos. 2004.
- 3 Luz-Agostinho KDG, Agostinho AA, Gomes LC, Júlio HFJ. Influence of flood pulses on diet composition and trophic relationships among piscivorous fish in the upper Paraná River floodplain. *Hydrobiologia*. 2008;607: 187–198. doi:10.1007/s10750-008-9390-4
- 4 de Almeida VLL, Hahn NS, de Vazzoler AEAM. Feeding patterns in five predatory fishes of the high Parana River floodplain (PR, Brazil). *Ecol Freshw Fish*. 1997;6: 123–133. doi:10.1111/j.1600-0633.1997.tb00154.x
- 5 Meurer S, Zaniboni-Filho E. Reproductive and feeding biology of *Acestrorhynchus pantaneiro* Menezes, 1992 (Osteichthyes: Acestrorhynchidae) in areas under the influence of dams in the upper Uruguay River, Brazil. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2012;10: 159–166. doi:10.1590/S1679-62252012000100015
- 6 Cantanhêde G, Hahn NS, Fugi R, Gubiani ÉA. Alterations on piscivorous diet following change in abundance of prey after impoundment in a Neotropical river. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2008;6: 631–636. doi:10.1590/S1679-62252008000400011
- 7 Winemiller KO, Jepsen DB. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *J Fish Biol. John Wiley & Sons, Ltd (10.1111)*; 2005;53: 267–296. doi:10.1111/j.1095-8649.1998.tb01032.x
- 8 Le Bail PY, Keith P, Planquette P. *Atlas des poissons d'eau douce de Guyane: Tome 2*. Paris: Muséum national d'Histoire naturelle; 2000.
- 9 KULLANDER SO. Cichlid Fishes from the La Plata Basin. Part V. Description of *Aequidens plagiozonatus* sp.n. (Teleostei, Cichlidae) from the Paraguay River System. *Zool Scr*. 1984;13: 155–159. doi:10.1111/j.1463-6409.1984.tb00031.x
- 10 Arbour JH, López-Fernández H. Continental cichlid radiations: functional diversity reveals the role of changing ecological opportunity in the Neotropics. *Proc R Soc B Biol Sci*. 2016;283: 20160556. doi:10.1098/rspb.2016.0556
- 11 Carlisle TR. Parental response to brood size in a cichlid fish. *Anim Behav*. 1985;33: 234–238. doi:10.1016/S0003-3472(85)80137-8

- 12 Godin J-GJ, Keenleyside MHA. Foraging on patchily distributed prey by a cichlid fish (Teleostei, Cichlidae): A test of the ideal free distribution theory. *Anim Behav.* Academic Press; 1984;32: 120–131. doi:10.1016/S0003-3472(84)80330-9
- 13 Luz-Agostinho KDG, Bini LM, Fugi R, Agostinho AA, Júlio Jr. HF. Food spectrum and trophic structure of the ichthyofauna of Corumbá reservoir, Paraná river Basin, Brazil. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2006;4: 61–68. doi:10.1590/S1679-62252006000100005
- 14 Dary EP, Ferreira E, Zuanon J, Röpke CP. Diet and trophic structure of the fish assemblage in the mid-course of the Teles Pires River, Tapajós River basin, Brazil. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2017;15: e160173. doi:10.1590/1982-0224-20160173
- 15 Röpke CP, Amadio S, Zuanon J, Ferreira EJG, De Deus CP, Pires THS, et al. Simultaneous abrupt shifts in hydrology and fish assemblage structure in a floodplain lake in the central Amazon. *Sci Rep. Nature Publishing Group*; 2017;7: 40170. doi:10.1038/srep40170
- 16 Vazzoler AEAM. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática.* Maringá: EDUEM; 1996.
- 17 Oliveira VA, Ferreira MAP, Rocha RM, Montag LFA. Reproduction of the duck catfish *Ageneiosus ucayalensis* in a ria river system. *J Fish Biol. John Wiley & Sons, Ltd* (10.1111); 2017;90: 1062–1069. doi:10.1111/jfb.13209
- 18 Gubiani ÉA, Gomes LC, Agostinho AA. Estimates of population parameters and consumption/biomass ratio for fishes in reservoirs, Paraná State, Brazil. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2012;10: 177–188. doi:10.1590/S1679-62252012000100017
- 19 Novakowski GC, Hahn NS, Fugi R. Diet seasonality and food overlap of the fish assemblage in a pantanal pond. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2008;6: 567–576. doi:10.1590/S1679-62252008000400004
- 20 Lopes C, Benedito E, Martinelli L. Trophic position of bottom-feeding fish in the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian J Biol. Instituto Internacional de Ecologia*; 2009;69: 573–581. doi:10.1590/S1519-69842009000300012
- 21 Casatti L, Mendes HF, Ferreira KM. Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana Reservoir, Paranapanema River, Southeastern Brazil. *Brazilian J Biol. Instituto Internacional de Ecologia*; 2003;63: 213–222. doi:10.1590/S1519-69842003000200006
- 22 Sazima I. Behavior of two brazilian species of parodontid fishes, *Apareiodon piracicabae* and *A. ibitiensis*. *Copeia. American Society of Ichthyologists and Herpetologists (ASIH)*; 1980;1980: 166. doi:10.2307/1444157

- 23 Corrêa CE, Albrecht MP, Hahn NS. Patterns of niche breadth and feeding overlap of the fish fauna in the seasonal Brazilian Pantanal, Cuiabá River basin. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2011;9: 637–646. doi:10.1590/S1679-62252011000300017
- 24 Corrêa CE, Hahn NS, Delariva RL. Extreme trophic segregation between sympatric fish species: the case of small sized body *Aphyocharax* in the Brazilian Pantanal. *Hydrobiologia*. 2009;635: 57–65. doi:10.1007/s10750-009-9861-2
- 25 Gonçalves TK, Azevedo MA, Malabarba LR, Fialho CB. Reproductive biology and development of sexually dimorphic structures in *Aphyocharax anisitsi* (Ostariophysi:Characidae). *Neotrop Ichthyol*. 2005;3: 433–438. doi:10.1590/S1679-62252005000300012
- 26 Prado AVR. Ecomorfologia e uso de recursos alimentares: relações inter e intraespecíficas da ictiofauna associada a bancos de macrófitas aquáticas [Internet]. Universidade Estadual de Maringá. 2015. Available: <http://nou-rau.uem.br/nou-rau/document/?view=vtls000217333>
- 27 Winemiller KO, Adite A. Convergent evolution of weakly electric fishes from floodplain habitats in Africa and South America. *Environ Biol Fishes*. Kluwer Academic Publishers; 1997;49: 175–186. doi:10.1023/A:1007376826609
- 28 Dias RM, Ortega JCG, Gomes LC, Agostinho AA, Dias RM, Ortega JCG, et al. Trophic relationships in fish assemblages of Neotropical floodplain lakes: selectivity and feeding overlap mediated by food availability. *Iheringia Série Zool. Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul*; 2017;107. doi:10.1590/1678-4766e2017035
- 29 Winemiller KO. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*. 1989;81: 225–241. doi:10.1007/BF00379810
- 30 Teresa FB, Casatti L, Cianciaruso MV. Functional differentiation between fish assemblages from forested and deforested streams. *Neotrop Ichthyol*. 2015;13: 361–370. doi:10.1590/1982-0224-20130229
- 31 Silva MR, Fugi R, Carniatio N, Ganassin MJM. Importance of allochthonous resources in the diet of *Astyanax aff. fasciatus* (Osteichthyes: Characidae) in streams: a longitudinal approach. *Biota Neotrop. Programa BIOTA/FAPESP*; 2014;14: 1–10. doi:10.1590/1676-06032014001613
- 32 Peretti D, Andrian I. Feeding and morphological analysis of the digestive tract of four species of fish (*Astyanax altiparanae*, *Parauchenipterus galeatus*, *Serrasalmus marginatus* and *Hoplias aff. malabaricus*) from the upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian J Biol*. 2008;68: 671–679. Available: http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S1519-69842008000300027&script=sci_arttext&tlng=es

- 33 Suzuki FM, Orsi ML. Formação de cardumes por *Astyanax altiparanae* (Teleostei: Characidae) no Rio Congonhas, Paraná, Brasil. *Rev Bras Zool.* 2008;25: 566–569. doi:10.1590/S0101-81752008000300026
- 34 Zanatta N, Cionek VDM, Benedito E, de Cionek V, Benedito E. Reproductive strategies of fish populations from three Neotropical streams. *Acta Sci Biol Sci.* 2013; 185–194. doi:10.4025/actascibiolsoci. v35i2.10932
- 35 Luz KDG da, Okada EK. Diet and dietary overlap of three sympatric fish species in lakes of the upper Paraná River floodplain. *Brazilian Arch Biol Technol. Tecpar;* 1999;42: 0–0. doi:10.1590/S1516-89131999000400009
- 36 Barili E, Fugi R, Novakowski GC, Agostinho AA. Impoundment effects in the population of *Auchenipterus osteomystax* (Siluriformes: Auchenipteridae): a Neotropical reservoir case. *Rev Biol Trop.* <http://creativecommons.org/licenses/by/3.0/>; 2012;60: 699–708. Available: http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442012000200015
- 37 Manetta GI, Benedito-Cecilio E, Martinelli M. Carbon sources and trophic position of the main species of fishes of Baía River, Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian J Biol. Instituto Internacional de Ecologia;* 2003;63: 283–290. doi:10.1590/S1519-69842003000200013
- 38 Giora J, Tarasconi HM, Fialho CB. Reproduction and feeding of the electric fish *Brachyhypopomus gauderio* (gymnotiformes: Hypopomidae) and the discussion of a life history pattern for gymnotiforms from high latitudes. *PLoS One. Public Library of Science;* 2014;9: e106515. doi: 10.1371/journal.pone.0106515
- 39 Carvalho LN, Fidelis L, Arruda R, Galuch A, Zuanon J. Second floor, please: the fish fauna of floating litter banks in Amazonian streams and rivers. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia;* 2013;11: 85–94. doi:10.1590/S1679-62252013000100010
- 40 Ah-King M, Kvarnemo C, Tullberg BS. The influence of territoriality and mating system on the evolution of male care: a phylogenetic study on fish. *J Evol Biol.* 2004;18: 371–382. doi:10.1111/j.1420-9101.2004.00823.x
- 41 Reys P, Sabino J, Galetti M. Frugivory by the fish *Brycon hilarii* (Characidae) in western Brazil. *Acta Oecologica. Elsevier Masson;* 2009;35: 136–141. doi:10.1016/J.ACTAO.2008.09.007
- 42 Costa-Pereira R, Severo-Neto F, Yule TS, Pereira APT. Fruit-eating fishes of *Banara arguta* (Salicaceae) in the Miranda River floodplain, Pantanal wetland. *Biota Neotrop. Programa BIOTA/FAPESP;* 2011;11: 373–376. doi:10.1590/S1676-06032011000400033

- 43 Bessa E, Carvalho LN, Sabino J, Tomazzelli P. Juveniles of the piscivorous dourado *Salminus brasiliensis* mimic the piraputanga *Brycon hilarii* as an alternative predation tactic. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2011;9: 351–354. doi:10.1590/S1679-62252011005000016
- 44 Sabino J, Sazima I. Association between fruit-eating fish and foraging monkeys in southwestern Brazil. *Ichthyol Explor Freshwaters*. 1999;10: 309–312.
- 45 Vasconcelos L, Suárez Y, Lima-Junior S. Population aspects of *Bryconamericus stramineus* in streams of the upper Paraná River basin, Brazil. *Biota Neotrop*. 2011; doi:10.1590/S1676-06032011000200006
- 46 Murgas LDS, Alves MF, Carneiro WF, Felizardo VO, Mello RA, Machado GJ, et al. Reproductive biology of pequirá *Bryconamericus stramineus* (Eigenmann, 1908) in Funil Reservoir-MG, Brazil. *Brazilian J Biol. Instituto Internacional de Ecologia*; 2018;79: 639–645. doi:10.1590/1519-6984.186925
- 47 Mol JH. Ontogenetic diet shifts and diet overlap among three closely related neotropical armoured catfishes. *J Fish Biol*. 1995; doi:10.1111/j.1095-8649.1995.tb06003.x
- 48 Mol JH. Reproductive seasonality and nest-site differentiation in three closely related armoured catfishes (Siluriformes: Callichthyidae). *Environ Biol Fishes*. Kluwer Academic Publishers; 1996;45: 363–381. doi:10.1007/BF00002529
- 49 Lima AF De, Makrakis MC, Gimenes MDF, Makrakis S, Silva PS, Assumpção L De. Mudanças morfológicas no trato digestório e composição da dieta de larvas e juvenis do linguado *Catathyridium jenynsii* no reservatório de Itaipu, rio Paraná, Brasil. 2013;103: 214–221.
- 50 Rondineli G, Gomiero L, Carmassi A, Braga F. Diet of fishes in Passa Cinco stream, Corumbataí River sub-basin, São Paulo state, Brazil. *Brazilian J Biol. Instituto Internacional de Ecologia*; 2011;71: 157–167. doi:10.1590/S1519-69842011000100023
- 51 Luiz EA, Agostinho AA, Gomes LC, Segatti HN. Ecologia trófica de peixes em dois riachos da bacia do rio Paraná. *Rev Bras Biol*. 1998;58: 273–285.
- 52 Normando FT, Arantes FP, Luz RK, Thomé RG, Rizzo E, Sato Y, et al. Reproduction and fecundity of tucunaré, *Cichla kelberi* (Perciformes: Cichlidae), an exotic species in Três Marias Reservoir, Southeastern Brazil. *J Appl Ichthyol*. 2009;25: 299–305. doi:10.1111/j.1439-0426.2008.01174.x
- 53 Gomiero L, Villares Junior G, Naous F. Seasonal and ontogenetic variations in the diet of *Cichla kelberi* Kullander and Ferreira, 2006 introduced in an artificial lake in southeastern Brazil. *Brazilian J Biol. Instituto Internacional de Ecologia*; 2009;69: 175–183. doi:10.1590/S1519-69842009000100023

- 54 Fugi R, Luz-Agostinho KDG, Agostinho A a. Trophic interaction between an introduced (peacock bass) and a native (dogfish) piscivorous fish in a Neotropical impounded river. *Hydrobiologia*. 2008;607: 143–150. doi:10.1007/s10750-008-9384-2
- 55 Ferraz Luiz T, Roquetti Velludo M, Carvalho Peret A, Rodrigues Filho JL, Moldenhauer Peret A. Diet, reproduction and population structure of the introduced Amazonian fish *Cichla piquiti* (Perciformes: Cichlidae) in the Cachoeira Dourada reservoir (Paraná River, central Brazil). *Rev Biol Trop*. 2011;59: 727–741.
- 56 Santos AFGN, Alcaraz C, Santos LN, Hayashi C, García-Berthou E. Experimental assessment of the effects of a Neotropical nocturnal piscivore on juvenile native and invasive fishes. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2012;10: 167–176. doi:10.1590/S1679-62252012000100016
- 57 Lavery RJ, Colgan PW. Brood age and parental defence in the covict cichlid, *Cichlasoma nigrofasciatum* (Pisces: Cichlidae). *Anim Behav. Academic Press*; 1991;41: 945–951. doi:10.1016/S0003-3472(05)80632-3
- 58 Perrone M. Mate size and breeding success in a monogamous cichlid fish. *Environ Biol Fishes. Kluwer Academic Publishers*; 1978;3: 193–201. doi:10.1007/BF00691943
- 59 Townshend TJ, Wootton RJ. Variation in the mating system of a biparental cichlid fish, *Cichlasoma panamense* [Internet]. *Behaviour. Brill*; pp. 181–197. doi:10.2307/4534483
- 60 Brandão ML, Colognesi G, Bolognesi MC, Costa-Ferreira RS, Carvalho TB, Gonçalves-de-Freitas E, et al. Water temperature affects aggressive interactions in a Neotropical cichlid fish. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2018;16. doi:10.1590/1982-0224-20170081
- 61 Montaña CG, Winemiller KO. Comparative feeding ecology and habitats use of *Crenicichla* species (Perciformes: Cichlidae) in a Venezuelan floodplain river. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2009;7: 267–274. doi:10.1590/S1679-62252009000200019
- 62 Gibran FZ, Ferreira KM, Castro RMC. Diet of *Crenicichla britskii* (Perciformes: Cichlidae) in a stream of Rio Aguapeí basin, Upper Rio Paraná system, southeastern Brazil. *Biota Neotrop*. 2001;1: 1–5. doi:10.1590/S1676-06032001000100007
- 63 Cravchik A, Pazo JH. Responses elicited by species-specific models in the cichlid *crenicichla lepidota* (heckel) [Internet]. *International Journal of Neuroscience. Taylor & Francis*; 1990. pp. 93–97. doi:10.3109/00207459008994248
- 64 Vidotto-Magnoni AP. *Ecologia trófica das assembléias de peixes do reservatório de Chavantes (Médio rio Paranapanema, SP/PR)*. Universidade Estadual Paulista. 2009.
- 65 Peressin A, da Gonçalves C, de Braga F. Reproductive strategies of two Curimatidae species in a Mogi Guaçu impoundment, upper Paraná River basin, São Paulo, Brazil. *Neotrop Ichthyol*. 2012;10: 847–854. doi:10.1590/S1679-62252012000400018

- 66 Peláez O, Pavanelli CS. Environmental heterogeneity and dispersal limitation explain different aspects of β -diversity in Neotropical fish assemblages. *Freshw Biol. John Wiley & Sons, Ltd* (10.1111); 2019;64: 497–505. doi:10.1111/fwb.13237
- 67 Gracioli G, Azevedo MA, Melo FAG. Comparative study of the diet of Glandulocaudinae and Tetragonopterinae (Ostariophysi: Characidae) in a small stream in Southern Brazil. *Stud Neotrop Fauna Environ.* 2003;38: 95–103. doi:10.1076/snfe.38.2.95.15932
- 68 Giora J, Fialho CB. Reproductive biology of weakly electric fish *Eigenmannia trilineata* López and Castello, 1966 (Teleostei, Sternopygidae). *Brazilian Arch Biol Technol.* 2009;52: 617–628. doi:10.1590/S1516-89132009000300014
- 69 Bichuette ME, Trajano E. Biology and behavior of *Eigenmannia vicentespelaea*, a troglobitic electric fish from Brazil (Teleostei: Gymnotiformes: Sternopygidae): a comparison to the epigeal species, *E. trilineata*, and the consequences of cave life. *Trop Zool. Taylor & Francis*; 2017;30: 68–82. doi:10.1080/03946975.2017.1301141
- 70 Kirschbaum F. Reproduction of the weakly electric fish *Eigenmannia virescens* (Rhamphichthyidae, Teleostei) in captivity - I. Control of gonadal recrudescence and regression by environmental factors. *Behav Ecol Sociobiol.* 1979;4: 331–355. doi:10.1007/BF00303241
- 71 Merigoux S, Doledec S, Statzner B. Species traits in relation to habitat variability and state: neotropical juvenile fish in floodplain creeks. *Freshw Biol. John Wiley & Sons, Ltd* (10.1111); 2001;46: 1251–1267. doi:10.1046/j.1365-2427.2001.00744.x
- 72 Brosset A. Aggressive mimicry by the characid fish *Erythrinus erythrinus*. *Ethology. John Wiley & Sons, Ltd* (10.1111); 2010;103: 926–934. doi:10.1111/j.1439-0310.1997.tb00134.x
- 73 Covain R, Fisch-Muller S. The genera of the Neotropical armored catfish subfamily Loricariinae (Siluriformes: Loricariidae): a practical key and synopsis. *Zootaxa.* 2007;1462: 1–40. doi:10.11646/zootaxa.1462.1.1
- 74 García-Alzate CA, Román-Valencia C, Barrero AM. Biología alimentaria y reproductiva de *Farlowella vittata* (Siluriformes: Loricariidae) en la cuenca del río Güejar, Orinoquía, Colombia. *Rev Biol Trop.* <http://creativecommons.org/licenses/by/3.0/>; 2012;60: 1873–1888. Available: https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442012000400038
- 75 Figueiredo RS, Viana LF, Moraes DP, Suárez YR, Figueiredo RS, Viana LF, et al. Life-history traits of *Farlowella hahni* (Siluriformes, Loricariidae) in streams of the Ivinhema River Basin, Upper Paraná Basin. *Brazilian J Biol. Instituto Internacional de Ecologia*; 2018;79: 286–293. doi:10.1590/1519-6984.181073

- 76 Magalhães ALB, Bazzoli N, Santos GB, Rizzo E. Reproduction of the South American dogfish characid, *Galeocharax knerii*, in two reservoirs from upper Paraná River basin, Brazil. *Environ Biol fishes*. 2004;70: 415–425. doi:10.1023/B: EBFI.0000035436.83329.e8
- 77 Delariva RL, Hahn NS, Kashiwaqui EAL, Delariva RL, Hahn NS, Kashiwaqui EAL. Diet and trophic structure of the fish fauna in a subtropical ecosystem: impoundment effects. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2013;11: 891–904. doi:10.1590/S1679-62252013000400017
- 78 Bradley Jr. WK. Mouthbrooding and courtship behavior in a neotropical cichlid, *Geophagus hondae*. *Florida Sci*. 1980;43: 57–59.
- 79 Mazzoni R, Iglesias-Rios R. Environmentally related life history variations in *Geophagus brasiliensis*. *J Fish Biol*. 2002;61: 1606–1618. doi:10.1111/j.1095-8649.2002.tb02501.x
- 80 Kadry VO, Barreto RE. Environmental enrichment reduces aggression of pearl cichlid, *Geophagus brasiliensis*, during resident-intruder interactions. *Neotrop Ichthyol*. 2010;8: 329–332. doi:10.1590/S1679-62252010000200011
- 81 Moretto EM, Marciano FT, Velludo MR, Fenerich-Verani N, Espíndola ELG, Rocha O. The recent occurrence, establishment and potential impact of *Geophagus proximus* (Cichlidae: Perciformes) in the Tietê River reservoirs: an Amazonian fish species introduced in the Paraná Basin (Brazil). *Biodivers Conserv*. 2008;17: 3013–3025. doi:10.1007/s10531-008-9413-5
- 82 Crampton WGR, Hopkins CD. Nesting and paternal care in the weakly electric fish *Gymnotus* (Gymnotiformes: Gymnotidae) with descriptions of larval and adult electric organ discharges of two species. *Copeia*. bioone; 2005;2014: 48–60. doi:10.1643/CI-04-056R1
- 83 Winemiller KO, Agostinho AA, Caramaschi ÉP. Fish ecology in tropical streams. In: Dudgeon D, editor. *Tropical stream ecology*. London: Academic Press; 2008. pp. 107–146.
- 84 Fernandes FMC, Albert JS, Daniel-Silva MDFZ, Lopes CE, Crampton WGR, Almeida-Toledo LF. A new *Gymnotus* (Teleostei: Gymnotiformes: Gymnotidae) from the Pantanal Matogrossense of Brazil and adjacent drainages: Continued documentation of a cryptic fauna. *Zootaxa*. 2005;933: 1–14. doi:10.11646/zootaxa.933.1.1
- 85 Souto AC, Lima FP, Gildo NM, Vidotto-Magnoni AP. Dieta das espécies de peixes do reservatório e seus principais tributários. In: SILVA RJ, editor. *Integridade ambiental da represa de Jurumirim: ictiofauna e relações ecológicas*. São Paulo: Editora UNESP; 2016. pp. 95–113. doi:10.7476/9788568334782

- 86 Agostinho AA, Suzuki HI, Fugi R, Alves DC, Tonella LH, Espindola LA. Ecological and life history traits of *Hemiodus orthonops* in the invasion process: looking for clues at home. *Hydrobiologia*. 2015;746: 415–430. doi:10.1007/s10750-014-2030-2
- 87 Pazianoto LHR, Cionek V de M, Fogaça FNO, Benedito E. Feeding and body condition of an invasive fish species under different environmental conditions. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2016;14: e150164. doi:10.1590/1982-0224-20150164
- 88 Taphorn DC. Characiform fishes of the Apure River drainage, Venezuela. University of Florida. 1990.
- 89 Lima Filho JA, Martins J, Arruda R, Carvalho LN. Air-breathing behavior of the jeju fish *Hoplerythrinus unitaeniatus* in amazonian streams. *Biotropica*. John Wiley & Sons, Ltd (10.1111); 2012;44: 512–520. doi:10.1111/j.1744-7429.2011.00839.x
- 90 Farrell AP. Cardiovascular events associated with air breathing in two teleosts, *Hoplerythrinus unitaeniatus* and *Arapaima gigas*. *Can J Zool*. NRC Research Press Ottawa, Canada; 1978;56: 953–958. doi:10.1139/z78-131
- 91 Petry AC, Gomes LC, Piana PA, Agostinho AA. The role of the predatory trahira (Pisces: Erythrinidae) in structuring fish assemblages in lakes of a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia*. 2010;651: 115–126. doi:10.1007/s10750-010-0281-0
- 92 Prado CPA, Gomiero LM, Froehlich O. Spawning and parental care in *Hoplias malabaricus* (Teleostei, Characiformes, Erythrinidae) in the Southern Pantanal, Brazil. *Brazilian J Biol. Instituto Internacional de Ecologia*; 2006;66: 697–702. doi:10.1590/S1519-69842006000400013
- 93 Sá-Oliveira JC, Chellappa S. Fecundidade e tipo de desova do tamuatá, *Hoplosternum littorale* Hancock (Osteichthyes, Siluriformes) no Rio Curiaú, Macapá, Amapá. *Rev Bras Zool. Sociedade Brasileira de Zoologia*; 2002;19: 1053–1056. doi:10.1590/S0101-81752002000400009
- 94 Hostache G, Mol JH. Reproductive biology of the neotropical armoured catfish *Hoplosternum littorale* (Siluriformes — Callichthyidae): A synthesis stressing the role of the floating bubble nest. *Aquat Living Resour*. No longer published by Elsevier; 1998;11: 173–185. doi:10.1016/S0990-7440(98)80114-9
- 95 Winemiller KO. Feeding and reproductive biology of the currito, *Hoplosternum littorale*, in the Venezuelan llanos with comments on the possible function of the enlarged male pectoral spines. *Environ Biol Fishes*. Kluwer Academic Publishers; 1987;20: 219–227. doi:10.1007/BF00004956
- 96 Santana CA, Tondato KK, Suárez YR. Reproductive biology of *Hyphessobrycon eques* (Characiformes: Characidae) in Southern Pantanal, Brazil. *Brazilian J Biol*. 2018; 0–0. doi:10.1590/1519-6984.176273

- 97 Antoniutti DM, Ranzini-Paiva, M G T Godinho HM, Paiva P. Relação peso total/comprimento total, crescimento e idade do cascudo *Plecostomus albopunctatus* Regan, 1908 (Osteichthyes, Loricariidae) do rio Jaguari, São Paulo, Brasil. *Bol do Inst Pesca*. 1985;12: 105–120.
- 98 Abilhoa V, Valduga MO, Frehse F de A, Vitule JRS, Abilhoa V, Valduga MO, et al. Use of food resources and resource partitioning among five syntopic species of *Hypostomus* (Teleostei: Loricariidae) in an Atlantic Forest river in southern Brazil. *Zool. Sociedade Brasileira de Zoologia*; 2016;33. doi:10.1590/s1984-4689zool-20160062
- 99 Delariva RL, Agostinho AA. Relationship between morphology and diets of six neotropical loricariids. *J Fish Biol. John Wiley & Sons, Ltd* (10.1111); 2001;58: 832–847. doi:10.1111/j.1095-8649.2001.tb00534.x
- 100 Nonogaki H, Nelson JA, Patterson WP. Dietary histories of herbivorous loricariid catfishes: evidence from $\delta^{13}\text{C}$ values of otoliths. *Environ Biol Fishes. Kluwer Academic Publishers*; 2006;78: 13–21. doi:10.1007/s10641-006-9074-8
- 101 Cardone IB, Lima-Junior SE, Goitein R. Diet and capture of *Hypostomus strigaticeps* (Siluriformes, Loricariidae) in a small brazilian stream: relationship with limnological aspects. *Brazilian J Biol. Instituto Internacional de Ecologia*; 2006;66: 25–33. doi:10.1590/S1519-69842006000100005
- 102 Santos JE dos Bazzoli N, Rizzo E, Santos GB. Reproduction of the catfish *Iheringichthys labrosus* (Lütken) (Pisces, Siluriformes) in Furnas reservoir, Minas Gerais, Brazil. *Rev Bras Zool. Sociedade Brasileira de Zoologia*; 2004;21: 193–200. doi:10.1590/S0101-81752004000200006
- 103 Fugi R, Hahn NS, Agostinho AA. Feeding styles of five species of bottom-feeding fishes of the high Paraná river. *Environ Biol Fishes*. 1996;46: 297–307. doi:10.1007/BF00005006
- 104 Holzbach AJ, Gubiani ÉA, Baumgartner G. *Iheringichthys labrosus* (Siluriformes: Pimelodidae) in the Piquiri River, Paraná, Brazil: population structure and some aspects of its reproductive biology. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2009;7: 55–64. doi:10.1590/S1679-62252009000100008
- 105 Fagundes CK, Behr ER, Kotzian CB. Diet of *Iheringichthys labrosus* (Siluriformes, Pimelodidae) in the Ibicuí River, Southern Brazil. *Iheringia S{érie Zool}*. 2008;98: 60–65. doi:10.1590/S0073-47212008000100008
- 106 Tellechea JS, Teixeira-de Mello F, Gonzalez-Bergonzoni I, Vidal N. Sound production and pectoral spine locking in a Neotropical catfish (*Iheringichthys labrosus*, Pimelodidae). *Neotrop Ichthyol*. 2011;9: 889–894. doi:10.1590/S1679-62252011005000041

- 107 Ceneviva-Bastos M, Casatti L. Feeding opportunism of *Knodus moenkhausii* (Teleostei, Characidae): an abundant species in streams of the northwestern in the state of São Paulo, Brazil. *Iheringia Série Zool. Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul*; 97: 7–15. doi:10.1590/S0073-47212007000100002
- 108 Teresa FB, Gonçalves-de-Freitas E. Reproductive behavior and parental roles of the cichlid fish *Laetacara araguaiae*. *Neotrop Ichthyol.* 2011;9: 355–362. doi:10.1590/S1679-62252011005000018
- 109 Sazima I, Machado FA. Melhor em seco que na água: uma tática defensiva do peixe *Laetacara dorsigera* (Cichlidae). *Cienc Cult.* 1989;47: 1014–1016.
- 110 Durães R, Pompeu P dos S, Godinho AL. Alimentação de quatro espécies de *Leporinus* (Characiformes, Anostomidae) durante a formação de um reservatório no sudeste do Brasil. *Iheringia Série Zool. Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul*; 2006; 183–191. doi:10.1590/s0073-47212001000100019
- 111 Peretti D, Andrian I de F. Trophic structure of fish assemblages in five permanent lagoons of the high Paraná River floodplain, Brazil. *Environ Biol Fishes.* Kluwer Academic Publishers; 2004;71: 95–103. doi:10.1023/B: EBF1.0000043155. 76741.a1
- 112 Assumpção L de, Makrakis MC, Makrakis S, Piana PA, Silva PS da, Lima AF de, et al. Morphological differentiation among migratory fish species from the Paraná River basin. *Biota Neotrop. Programa BIOTA/FAPESP*; 2012;12: 41–49. doi:10.1590/S1676-06032012000400003
- 113 Balassa GC, Fugi R, Hahn NS, Galina AB. Dieta de espécies de Anostomidae (Teleostei, Characiformes) na área de influência do reservatório de Manso, Mato Grosso, Brasil. *Iheringia Série Zool. Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul*; 2005;94: 77–82. doi:10.1590/s0073-47212004000100014
- 114 Ribeiro MD, Teresa FB, Casatti L, Ribeiro MD, Teresa FB, Casatti L. Use of functional traits to assess changes in stream fish assemblages across a habitat gradient. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2016;14. doi:10.1590/1982-0224-20140185
- 115 Suzuki HI, Agostinho AA, Winemiller KO. Relationship between oocyte morphology and reproductive strategy in loricariid catfishes of the Paraná River, Brazil. *J Fish Biol.* 2000;57: 791–807. doi:10.1006/jfbi.2000.1352
- 116 Salvador-Jr LF, Salvador GN, Santos GB. Morphology of the digestive tract and feeding habits of *Loricaria lentiginosa* Isbrücker, 1979 in a Brazilian reservoir. *Acta Zool.* 2009;90: 101–109. doi:10.1111/j.1463-6395.2008. 00336.x
- 117 Schmidt RE. *Loricaria cataphracta*: parental care and description of early larvae. *Ichthyol Explor Freshwaters.* 2001;12: 235–240.
- 118 Bailly D, Batista-Silva VF, Abelha MCF, Kashiwaqui EAL, Fernandes CA, Carvalho ED de. Relative abundance and reproductive tactics of a Loricariidae species at Saraiva

- Lagoon, Ilha Grande National Park, MS-PR, Brazil. *Biota Neotrop. Programa BIOTA/FAPESP*; 2011;11: 171–178. doi:10.1590/S1676-06032011000300014
- 119 Pelicice FM, Agostinho a. a. Feeding ecology of fishes associated with *Egeria* spp. patches in a tropical reservoir, Brazil. *Ecol Freshw Fish*. 2006;15: 10–19. doi:10.1111/j.1600-0633.2005.00121.x
- 120 Planquette P, Keith P, Le Bail PY. Atlas des poissons d'eau douce de Guyane: Tome 1. Paris: IEGB-INRA-CSP; 1996.
- 121 Carniatto N, Fugi R, Thomaz SM, Cunha ER. The invasive submerged macrophyte *Hydrilla verticillata* as a foraging habitat for small-sized fish. *Nat Conserv*. 2014;12: 30–35. doi:10.4322/natcon.2014.006
- 122 Quirino BA, Carniatto N, Guglielmetti R, Fugi R. Changes in diet and niche breadth of a small fish species in response to the flood pulse in a Neotropical floodplain lake. *Limnologica. Urban & Fischer*; 2017;62: 126–131. doi: 10.1016/J.LIMNO.2016.10.005
- 123 Figueiredo BRS, Mormul RP, Chapman BB, Lolis LA, Fiori LF, Benedito E. Turbidity amplifies the non-lethal effects of predation and affects the foraging success of characid fish shoals. *Freshw Biol*. 2016;61: 293–300. doi:10.1111/fwb.12703
- 124 Casimiro ACR, Garcia DAZ, de Almeida FS, Orsi ML. Reproductive aspects of *Moenkhausia intermedia* Eigenmann, 1908 (Pisces, Characidae) in the Upper Paraná River Basin, Brazil. *ISRN Zool*. 2011;2011. doi:10.5402/2011/802794
- 125 Tófoli RM, Hahn NS, Alves GHZ, Novakowski GC. Uso do alimento por duas espécies simpátricas de *Moenkhausia* (Characiformes, Characidae) em um riacho da Região Centro-Oeste do Brasil. *Iheringia Série Zool. Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul*; 2010;100: 201–206. doi:10.1590/S0073-47212010000300003
- 126 Lourenço L da S, Mateus LA, Machado NG. Sincronia na reprodução de *Moenkhausia sanctaefilomenae* (Steindachner) (Characiformes: Characidae) na planície de inundação do rio Cuiabá, Pantanal Mato-grossense, Brasil. *Rev Bras Zool. Sociedade Brasileira de Zoologia*; 2008;25: 20–27. doi:10.1590/S0101-81752008000100004
- 127 Goulding M. The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history. Berkeley: University of California Press; 1980.
- 128 Bulla CK, Gomes LC, Miranda LE, Agostinho AA. The ichthyofauna of drifting macrophyte mats in the Ivinhema River, upper Paraná River basin, Brazil. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2011;9: 403–409. doi:10.1590/S1679-62252011005000021
- 129 Casatti L, Carvalho FR, Veronezi JL, Lacerda DR. Reproductive biology of the neotropical superfetaceous *Pamphorichthys hollandi* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Ichthyol Explor Freshwaters*. 2006;17: 59–64.

- 130 Galetti M, Donatti CI, Pizo MA, Giacomini HC. Big fish are the best: Seed dispersal of *Bactris glaucescens* by the pacu fish (*Piaractus mesopotamicus*) in the Pantanal, Brazil. *Biotropica*. 2008;40: 386–389. doi:10.1111/j.1744-7429.2007. 00378.x
- 131 Costa RMR da, Mateus LA de F. Reproductive biology of pacu *Piaractus mesopotamicus* (Holmberg, 1887) (Teleostei: Characidae) in the Cuiabá River Basin, Mato Grosso, Brazil. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2009;7: 447–458. doi:10.1590/S1679-62252009000300012
- 132 Silva JC da Gubiani ÉA, Delariva RL. Use of food resources by small fish species in Neotropical rivers: responses to spatial and temporal variations. *Zool. Sociedade Brasileira de Zoologia*; 2014;31: 435–444. doi:10.1590/S1984-46702014000500004
- 133 Severo-Neto F, Teresa FB, Froehlich O. Ecomorphology and diet reflect the spatial segregation between two Siluriformes species inhabiting a stream of the Bodoquena Plateau, in Central Brazil. *Iheringia Série Zool. Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul*; 2015;105: 62–68. doi:10.1590/1678-4766201510516268
- 134 Sá-Oliveira JC, Angelini R, Isaac-Nahum VJ. Diet and niche breadth and overlap in fish communities within the area affected by an amazonian reservoir (Amapá, Brazil). *An Acad Bras Cienc*. 2014;86: 383–405. doi:10.1590/0001-3765201420130053
- 135 Barbosa ND, Rocha RM, Lucena Frédou F. The reproductive biology of *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) in the Pará River estuary (Amazon Estuary). *J Appl Ichthyol*. 2012;28: 800–805. doi:10.1111/j.1439-0426.2012. 02040.x
- 136 Lasso-Alcalá OM, Lasso A. CA, Señaris JC. Aspectos de la biología y ecología de la curvinata *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) (Pisces: Sciaenidae), en los llanos inundables del Estado Apure, Venezuela. *Mem Soc Ciencias Nat La Salle*. 1998;58: 3–33.
- 137 Borie A, Mok H-K, Chao NL, Fine ML. Spatiotemporal variability and sound characterization in Silver Croaker *Plagioscion squamosissimus* (Sciaenidae) in the Central Amazon. Coleman MJ, editor. *PLoS One*. Public Library of Science; 2014;9: e99326. doi: 10.1371/journal.pone.0099326
- 138 Aguiaro T, Castelo Branco CW, Verani JR, Caramaschi ÉP, Branco CWC, Verani JR, et al. Diet of the clupeid fish *Platanichthys platana* (Regan, 1917) in two different Brazilian coastal lagoons. *Brazilian Arch Biol Technol. Tecpar*; 2003;46: 215–222. doi:10.1590/S1516-89132003000200013
- 139 Lopes CA, Reynalte-Tataje DA, Nuñez APO. Reproductive dynamics of *Lycengraulis grossidens* (Clupeiformes: Engraulidae) and *Platanichthys platana* (Clupeiformes: Clupeidae) in a subtropical coastal lagoon. *Brazilian J Biol*. 2017;78: 477–486. doi:10.1590/1519-6984.170155

- 140 Röpke CP. Estrutura trófica das assembleias de peixes em biótopo de herbáceas aquáticas nos rios Araguaia (Tocantins) e Trombetas (Pará), Brasil. Universidade Federal do Amazonas. 2008.
- 141 Carvalho LN, Arruda R, Zuanon J. Record of cleaning behavior by *Platydoras costatus* (Siluriformes: Doradidae) in the Amazon Basin, Brazil. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2003;1: 137–139. doi:10.1590/S1679-62252003000200009
- 142 Menezes RS, Menezes MF. Alimentação de “graviola”, “*Platydoras costatus*” (Linnaeus) da lagoa de Nazaré, Piauí (Actinopterygii, Doradidae). *Rev Bras Biol*. 1948;8: 255–260.
- 143 Charvet-Almeida P, de Araújo MLG, de Almeida P. Reproductive aspects of freshwater stingrays (Chondrichthyes: Potamotrygonidae) in the Brazilian Amazon basin. *J Northwest Atl Fish Sci*. 2005;35: 165–171.
- 144 Thorson TB, Langhammer JK, Oettinger MI. Reproduction and development of the South American freshwater stingrays, *Potamotrygon circularis* and *P. motoro*. *Environ Biol Fishes*. 1983;9: 3–24. doi:10.1007/BF00001055
- 145 Reynalte-Tataje DA, Nuñez APO, Nunes MC, Garcia V, Lopes CA, Zaniboni-Filho E. Spawning of migratory fish species between two reservoirs of the upper Uruguay River, Brazil. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2012;10: 829–835. doi:10.1590/S1679-62252012000400016
- 146 Andrade PM, Braga FMS. Reproductive seasonality of fishes from a lotic stretch of the Grande River, high Paraná river basin, Brazil. *Brazilian J Biol. Instituto Internacional de Ecologia*; 2005;65: 387–394. doi:10.1590/S1519-69842005000300003
- 147 Fiori LF, Alves GHZ, Hahn NS, Benedito E, Fiori LF, Alves GHZ, et al. Influence of feeding plasticity on the fitness of small neotropical characids. *Iheringia Série Zool. Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul*; 2016;106. doi:10.1590/1678-4766e2016006
- 148 Galvis G, Mojica JI, Camargo M. *Peces del Catatumbo*. Santafé de Bogotá, D.C: Asociación Cravo Norte; 1997.
- 149 Barthem R, Goulding M. *The catfish connection: ecology, migration and conservation of Amazon predators*. New York: Columbia University Press; 1997.
- 150 Resende EK, Catella AC, Nascimento FL, Palmeira SS, Pereira RAC, Lima MSA, et al. *Biologia do curimatá (Prochilodus lineatus), pintado (Pseudoplatystoma corruscans) e cachara (Pseudoplatystoma fasciatum) na bacia hidrográfica do rio Miranda, Pantanal do Mato Grosso do Sul, Brasil*. Corumbá; 1996.
- 151 Resende EK. Migratory fishes of the Paraguay-Paraná Basin excluding the Upper Paraná Basin. In: Carolsfeld J, Harvey B, Ross C, Baer A, editors. *Migratory fishes of*

South America: biology, fisheries and conservation status. Victoria: IDRC and the World Bank; 2003. pp. 99–156.

- 152 Loubens G, Panfili J. Biologie de *Pseudoplatystoma fasciatum* et *P. tigrinum* (Teleostei: Pimelodidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie Bolivienne). *Ichthyol Explor Freshwaters*. 2000;11: 13–34. doi:10.1103/PhysRevB.84.205318
- 153 Ibarra Polesel MG, Guadalupe Poi AS. Alimentación de *Characidium rachovii* (Characiformes: Crenuchidae) y *Pyrrhulina australis* (Characiformes: Lebiasinidae) en lagunas someras de la provincia de Corrientes, Argentina. *Rev Biol Trop*. 2016;64: 603. doi:10.15517/rbt.v64i2.19602
- 154 Taguti TL, Kipper D, Bialezki A, Sanches PV, Makrakis MC, Baumgartner G, et al. Desenvolvimento inicial de *Pyrrhulina australis* Eigenmann & Kennedy, 1903 (Characiformes, Lebiasinidae). *Biota Neotrop. Programa BIOTA/FAPESP*; 2009;9: 59–65. doi:10.1590/S1676-06032009000400006
- 155 Zuanon J, Bockmann FA, Sazima I. A remarkable sand-dwelling fish assemblage from central Amazonia, with comments on the evolution of psammophily in South American freshwater fishes. *Neotrop Ichthyol*. 2006;4: 107–118. doi:10.1590/S1679-62252006000100012
- 156 Neuberger AL, Marques EE, Agostinho CS, Oliveira RJ de. Reproductive biology of *Rhaphiodon vulpinus* (Ostariophysi: Cynodontidae) in the Tocantins River Basin, Brazil. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2007;5: 479–484. doi:10.1590/S1679-62252007000400007
- 157 Sabaj MH, Taphorn DC, Castillo G OE. Two new species of thicklip thornycats, genus *Rhinodoras* (Teleostei: Siluriformes: Doradidae). *Copeia. American Society of Ichthyologists and Herpetologists*; 2008;2008: 209–226. doi:10.1643/CI-05-143
- 158 Novakowski GC, Fugi R, Hahn NS. Diet and dental development of three species of *Roeboides* (Characiformes: Characidae). *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2004;2: 157–162. doi:10.1590/S1679-62252004000300008
- 159 Sazima I. Scale-eating in characoids and other fishes. *Environ Biol Fishes. Kluwer Academic Publishers*; 1983;9: 87–101. doi:10.1007/BF00690855
- 160 Barzotto E, Mateus L. Reproductive biology of the migratory freshwater fish *Salminus brasiliensis* (Cuvier, 1816) in the Cuiabá River basin, Brazil. *J Appl Ichthyol*. 2017;33: 415–422. doi:10.1111/jai.13262
- 161 Rodríguez-Olarte D, Taphorn B. DC. Abundance, feeding and reproduction of *Salminus* sp. (Pisces: Characidae) from mountain streams of the Andean piedmont in Venezuela. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2006;4: 73–79. doi:10.1590/S1679-62252006000100007

- 162 Ferretti CML, Andrian I de F, Torrente G. Diet and morphological aspects related to feeding habit of two species of *Schizodon* (Characiformes, Anostomidae) in the floodplain of the High Paraná River, Brazil. *Bol do Inst Pesca*. 2018;23: 171–186. Available: https://www.pesca.sp.gov.br/boletim/index.php/bip/article/view/23_171-186
- 163 Suzuki HI, Vazzoler AEAM, Marques EE, Lizama MAP, Inada P. Reproductive ecology of the fish assemblage. In: Thomaz SM, Agostinho AA, Segatti HN, editors. *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Leiden: Backhuys Publishers; 2004. pp. 271–292.
- 164 Vidotto-Magnoni AP, Carvalho ED. Aquatic insects as the main food resource of fish the community in a Neotropical reservoir. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2009;7: 701–708. doi:10.1590/S1679-62252009000400020
- 165 Gonçalves CDS, Souza UP, Braga FMDS. Population structure, feeding and reproductive aspects of *Serrapinnus heterodon* (Characidae, Cheirodontinae) in a Mogi Guaçu reservoir (SP), upper Paraná River basin. *Acta Limnol Bras*. 2011;23: 13–22. doi:10.4322/actalb.2011.014
- 166 Sazima I, Machado FA. Underwater observations of piranhas in western Brazil. *Environ Biol Fishes*. Kluwer Academic Publishers; 1990;28: 17–31.
- 167 Michael G, Ferreira EJG. Shrimp-eating fishes and a case of prey-switching in Amazon Rivers. *Rev Bras Zool. Sociedade Brasileira de Zoologia*; 1983;2: 85–97. doi:10.1590/S0101-81751983000300001
- 168 Alves CBM, Silva LGM da, Godinho AL. Radiotelemetry of a female jaú, *Zungaro jahu* (Ihering, 1898) (Siluriformes: Pimelodidae), passed upstream of Funil Dam, rio Grande, Brazil. *Neotrop Ichthyol. Sociedade Brasileira de Ictiologia*; 2007;5: 229–232. doi:10.1590/S1679-62252007000200018
- 169 Zuanon J, Ferreira E. Feeding ecology of fishes in the Brazilian Amazon - A naturalistic approach. In: Cyrino JEP, Bureau DP, Kapoor BG, editors. *Feeding and digestive functions of fishes*. Boca Raton: CRC Press; 2008. pp. 1–34.
- 167 Luz-Agostinho, K. D.; Latini, J. D.; Aburranja, F.; Gomes, L. C.; Agostinho, A. A. A ictiofauna do rio das Antas: distribuição e bionomia das espécies. Maringá, Chichetec; 2010. 115 p.
- 168 Vasconcelos, L. P., Alves, D. C., & Gomes, L. C. Fish reproductive guilds downstream of dams. *Journal of fish biology*, 85(5). 2014,1489-1506.
- 169 Lujan, N. K., Winemiller, K. O. & Armbruster, J. W. Trophic diversity in the evolution and community assembly of loricariid catfishes. *BMC Evolutionary Biology*. 2012. 12(124) [12 p.]. DOI: 10.1186/1471-2148-12-124.

- 170 Ota, R. R., Deprá, G. D. C., Graça, W. J. D., & Pavanelli, C. S. Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes: revised, annotated and updated. *Neotropical Ichthyology*. 2018. 16(2).
- 171 Lopes DA, Vieira KRI, da Silva Mota R, de Souza, MRF, dos Santos Costa FE, Paiva F. Opportunistic diet of *Triportheus nematurus* (Characiformes: Triporthetidae) in Southern Pantanal ponds: influences of temporal availability and abundance of resources." *Acta Scientiarum. Biological Sciences*. 2017; 39.4: 441-447.
- 172 Vieira E F, Isaac V J, Fabre NN. *Biologia reprodutiva do Tambaqui, Colossoma macropomum* Cuvier, 1818 (Teleostei, Serrasalmidae), no baixo Amazonas, Brasil. *Acta Amaz*. 1999; 29(4):625-638. doi.org/10.1590/1809-43921999294638.
- 173 Goulding M, Carvalho ML. Life history and management of the tambaqui (*Colossoma macropomum*, Characidae): An important Amazonian food fish. *Revista Brasileira de Zoologia*. 1982; 1: 107-133.
- 174 Peláez, O., & C. S. Pavanelli, 2018. Environmental heterogeneity and dispersal limitation explain different aspects of β -diversity in Neotropical fish assemblages. *Freshwater Biology* 64: 497–505
- 175 Orsi, M. L. (2010). Estratégias reprodutivas de peixes da Região média-baixa do Rio Paranapanema, Reservatório de Capivara. São Paulo. Blucher Acadêmico. 115p.
- 176 Meschiatti, A. J & Arcifa, M. S. (2009). A review on the fishfauna of Mogi-Guaçu River basin: a century of studies. *Acta Limnologica Brasiliensis*, 21, 135-159.
- 177 Agostinho, A. A., H. I. Suzuki, R. Fugi, D. C. Alves, L. H. Tonella, & L. A. Espindola, 2015. Ecological and life history traits of *Hemiodus orthonops* in the invasion process: looking for clues at home. *Hydrobiologia* 746: 415–430.
- 178 Neuberger, A. L., Marques, E. E., Agostinho, C. S., & Oliveira, R. J. D. (2007). Reproductive biology of *Rhaphiodon vulpinus* (Ostariophysi: Cynodontidae) in the Tocantins River Basin, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 5(4), 479-484.
- 179 Méricoux, S., Dolédec, S., & Stanzner, B. (2001). Species traits in relation to habitat variability and state: neotropical juvenile fish in floodplain creeks. *Freshwater Biology*, 46(9), 1251-1267.
- 180 Nakatani, K., Agostinho, A. A., Baumgartner, G., Bialletzki, A., Sanches, P. V., Makrakis, M. C. & Pavanelli, C. S. (2001). Ovos e larvas de peixes de água doce. Maringá, EDUEM.
- 181 Sanches, P. V., Nakatani, K., & Bialletzki, A. (1999). Morphological description of the developmental stages of *Parauchenipterus galeatus* (Linnaeus, 1766) (Siluriformes, Auchenipteridae) on the floodplain of the upper Paraná River. *Revista Brasileira de Biologia*, 59(3), 429-438.

APÊNDICE B - Estimativas dos coeficientes lineares, dos índices de diversidade funcional considerando os ambientes, as décadas e a interação (ambiente*década).

O intercepto corresponde ao ambiente Pouco alterado (PA) e a primeira década (1980-1989).FRic = Riqueza Funcional; FEve = Equitabilidade Funcional; FDiv = Divergência Funcional; FRed = Redundância Funcional; RAO = Entropia Funcional; Coef = Coeficientes; SE = Erro Padrão; AA = Altamente Alterado; MA = Moderadamente alterado; PA = Pouco Alterado.

FRic	Native Species				Non-native Species			
	Coef	SE	t	P	Coef	SE	t	P
Intercept	0.117	0.006	19.235	0.000	0.038	0.004	8.972	0.000
MA	-0.005	0.007	-0.628	0.530	0.013	0.005	2.330	0.020
AA	-0.009	0.014	-0.627	0.531	0.000	0.009	0.001	1.000
PA:1990-1999	0.011	0.007	1.420	0.156	0.051	0.008	6.582	0.000
MA:1990-1999	0.014	0.008	1.805	0.071	0.020	0.007	2.864	0.004
AA:1990-1999	0.013	0.014	0.940	0.347	0.063	0.011	5.596	0.000
PA:2000-2009	0.001	0.008	0.164	0.870	0.059	0.006	9.616	0.000
MA:2000-2009	0.003	0.006	0.411	0.681	0.050	0.005	10.127	0.000
AA:2000-2009	0.006	0.015	0.417	0.677	0.051	0.010	5.341	0.000
PA:2010-2018	0.004	0.008	0.510	0.610	0.095	0.006	15.546	0.000
MA:2010-2018	0.000	0.006	0.038	0.970	0.087	0.005	15.858	0.000
AA:2010-2018	0.006	0.015	0.439	0.661	0.067	0.010	6.796	0.000
FEve								
Intercept	0.865	0.005	158.680	0.000	0.854	0.009	96.741	0.000
MA	0.000	0.007	-0.059	0.953	0.027	0.010	2.646	0.008
AA	0.018	0.012	1.481	0.139	0.026	0.015	1.770	0.077
PA:1990-1999	-0.040	0.010	-4.205	0.000	-0.023	0.012	-1.987	0.047
MA:1990-1999	-0.013	0.007	-1.801	0.072	0.045	0.009	-4.920	0.000
AA:1990-1999	-0.049	0.012	-4.006	0.000	-0.059	0.014	-4.230	0.000
PA:2000-2009	0.001	0.007	0.144	0.886	0.006	0.010	-0.569	0.570
MA:2000-2009	0.004	0.006	0.570	0.569	0.024	0.006	-3.923	0.000
AA:2000-2009	0.016	0.012	-1.363	0.173	0.030	0.013	-2.286	0.022
PA:2010-2018	0.014	0.007	-2.112	0.035	0.018	0.010	-1.815	0.070
MA:2010-2018	0.018	0.006	-2.928	0.004	0.035	0.006	-5.929	0.000
AA:2010-2018	0.030	0.012	-2.560	0.011	0.042	0.013	-3.181	0.002
FDiv								
Intercept	0.802	0.008	103.053	0.000	0.723	0.007	107.347	0.000
MA	-	0.009	-1.597	0.110	0.034	0.008	4.087	0.000

	0.015							
AA	-							
PA:1990-1999	0.032	0.016	-2.061	0.040	0.047	0.025	-1.885	0.060
MA:1990-1999	-							
AA:1990-1999	0.011	0.010	-1.050	0.294	0.014	0.009	1.532	0.126
PA:2000-2009	-							
MA:2000-2009	0.011	0.010	-1.110	0.267	0.002	0.008	-0.262	0.793
AA:2000-2009	-							
PA:2010-2018	0.035	0.015	-2.317	0.021	0.071	0.025	2.791	0.005
MA:2010-2018	-							
AA:2010-2018	0.026	0.009	-2.801	0.005	0.021	0.009	2.435	0.015
PA:1990-1999	-							
MA:1990-1999	0.010	0.007	-1.369	0.171	0.002	0.006	0.286	0.775
AA:1990-1999	-							
PA:2000-2009	0.034	0.015	-2.321	0.020	0.067	0.025	2.702	0.007
MA:2000-2009	-							
AA:2000-2009	0.027	0.009	-3.013	0.003	0.028	0.008	3.484	0.001
PA:2010-2018	-							
MA:2010-2018	0.006	0.007	-0.771	0.441	0.005	0.006	0.846	0.398
AA:2010-2018	-							
	0.021	0.015	-1.387	0.166	0.090	0.025	3.613	0.000
FRed								
Intercept	0.725	0.004	180.122	0.000	0.751	0.005	146.911	0.000
MA	-							
AA	0.000	0.005	-0.063	0.950	0.021	0.006	-3.763	0.000
PA:1990-1999	-							
MA:1990-1999	0.010	0.010	1.029	0.304	0.015	0.009	-1.819	0.069
AA:1990-1999	-							
PA:2000-2009	0.009	0.006	1.611	0.108	0.015	0.006	-2.474	0.014
MA:2000-2009	-							
AA:2000-2009	0.006	0.006	-0.951	0.342	0.000	0.003	-0.081	0.936
PA:2010-2018	-							
MA:2010-2018	0.016	0.009	1.718	0.086	0.001	0.009	0.123	0.903
AA:2010-2018	-							
Intercept	0.004	0.005	0.821	0.412	0.025	0.006	-4.471	0.000
MA	-							
AA	0.001	0.004	-0.166	0.868	0.005	0.003	-1.763	0.078
PA:1990-1999	-							
MA:1990-1999	0.012	0.010	1.227	0.220	0.007	0.008	0.968	0.333
AA:1990-1999	-							
PA:2000-2009	0.015	0.005	3.056	0.002	0.022	0.006	-3.969	0.000
MA:2000-2009	-							
AA:2000-2009	0.015	0.004	3.653	0.000	0.010	0.003	3.139	0.002
PA:2010-2018	-							
MA:2010-2018	0.014	0.010	1.410	0.159	0.026	0.007	3.520	0.000
AA:2010-2018	-							
Rao								
Intercept	0.047	0.001	42.453	0.000	0.038	0.001	34.131	0.000
MA	-							
AA	0.001	0.001	0.448	0.654	0.004	0.001	3.681	0.000
PA:1990-1999	-							
MA:1990-1999	0.002	0.003	-0.567	0.571	0.002	0.003	0.788	0.431
AA:1990-1999	-							
PA:2000-2009	0.000	0.002	-0.245	0.807	0.005	0.001	3.760	0.000
MA:2000-2009	-							
AA:2000-2009	0.003	0.001	1.866	0.062	0.001	0.001	1.187	0.235
PA:2010-2018	-							
MA:2010-2018	0.003	0.003	-1.056	0.291	0.005	0.003	1.713	0.087
AA:2010-2018	-							
Intercept	0.000	0.001	-0.154	0.878	0.008	0.001	5.957	0.000
MA	-							
AA	0.001	0.001	0.869	0.385	0.005	0.001	7.828	0.000
PA:1990-1999	-							
MA:1990-1999	0.002	0.003	-0.836	0.404	0.002	0.002	0.687	0.492
AA:1990-1999	-							
PA:2000-2009	0.002	0.003	-0.836	0.404	0.002	0.002	0.687	0.492
MA:2000-2009	-							
AA:2000-2009	0.002	0.003	-0.836	0.404	0.002	0.002	0.687	0.492
PA:2010-2018	-							
MA:2010-2018	-	0.001	-1.498	0.135	0.010	0.001	7.626	0.000

		0.002						
MA:2010-2018	-	0.003	0.001	-2.885	0.004	0.004	0.001	5.798
HA:2010-2018	-	0.002	0.003	-0.837	0.403	0.001	0.002	-0.615
								0.539

APÊNDICE C - Resultados do RLQ para espécies nativas e não nativas. Porcentagem de inércia para cada eixo e autovalores.

Variáveis	Espécies nativas		Espécies não nativas	
	eixo 1	eixo 2	eixo 1	eixo 2
Inercia projetada (%)	55.462	21.720	47.932	27.467
Inercia acumulada (%)	55.46	77.18	47.93	75.40
Autovalores	0.1204	0.0471	0.1019	0.0584
Inercia total	0.2172		0.2127	

APÊNDICE D - Resumo das variáveis temporais e espaciais, os traços funcionais e as espécies associadas positiva e negativamente na análise de espécies nativas e não nativas do RLQ.

AA = altamente alterado; MA = moderadamente alterado; PA = pouco alterado; H.detri = detritívoro; H.herb = herbívoro; H. inset = insetívoro; H.invert = invertívoro; H.oniv = onívoro; H.pisc = piscívoro; B.I = boca inferior; B.SP = boca superior; B.ST = boca subterminal; B.T = terminal da boca; IR = índice de repleção; K = fator de condição; P.B = bentônico; P.D = demersal; P.P = pelágico; Migr = migrador; LS = comprimento padrão; Fec.Int = fertilização interna; CP = cuidado parental; L50 = tamanho de primeira maturação; Fec = fecundidade; T.Ovo = tamanho do ovo; D.Multi = desova múltipla; D.Uni = desova única; Def = defesa.

Native Species			Non-native Species		
Time/Space	Axis 1	Axis 2	Time/Space	Axis 1	Axis 2
1980_1989	-	-	1980_1989	-	-
	0.9882	0.2699		1.7263	0.1745
1990_1999	-	-	1990_1999	-	-
	1.1660	0.8241		1.1017	0.7628
2000_2009	-	-	2000_2009	-	-
	0.9631	0.1130		0.0066	0.9881
2010_2018	-	-	2010_2018	-	-
	0.1000	0.1202		0.7884	0.6779
AA	0.9410	1.4176	HA	0.9919	0.3060

MA	-	-	MA	-	-
	0.0387	0.9948		0.2686	0.5504
PA	-	-	LA	-	-
	0.6074	0.1917		0.3508	0.9121
Functional traits	Axis 1	Axis 2	Functional traits	Axis 1	Axis 2
H.detri	-	-	F.detri	-	-
	0.1833	0.8990		0.2138	0.7977
H.herb	-	-	F.herb	-	-
	0.0821	0.0153		0.1286	1.3471
H.inset	-	-	F.insect	-	-
	1.3543	0.1322		2.1921	1.7199
H.invert	-	-	F.invert	-	-
	0.5636	2.1112		0.1998	0.0517
H.oniv	-	-	F.omni	-	-
	0.1536	0.7638		0.0756	0.0050
H.pisc	-	-	F.pisc	-	-
	0.5486	0.4655		0.6150	0.5144
B.I	-	-	M.I	-	-
	1.9575	0.7415		0.7615	0.9406
B.SP	-	-	M.SP	-	-
	1.3808	0.1466		2.1395	2.6178
B.ST	-	-	M.ST	-	-
	0.0281	0.0830		0.1350	0.5492
B.T	-	-	M.T	-	-
	0.0992	0.0291		0.2943	0.3051
IR	-	-	FI	-	-
	0.3218	0.0114		0.7122	0.6111
K	-	-	K	-	-
	0.3326	0.1239		0.7015	0.1722
P.B	-	-	P.B	-	-
	0.1123	0.3070		0.3104	0.4301
P.D	-	-	P.D	-	-
	0.1044	0.8482		0.5455	0.7404
P.P	-	-	P.P	-	-
	0.5967	0.5322		0.2512	0.2386

Migr	-		Migr	-	
	0.8041	0.3931		0.0950	0.4683
LS	-		SL	-	
	0.7483	0.1551		0.1972	0.3027
Fec.Int	-	-	InFert	-	-
	0.0154	0.0129		0.1362	0.0671
CP	-	-	PC	-	-
	0.4115	0.7607		0.1516	0.5797
L50	-	-	MatSize	-	-
	0.8218	0.0737		0.2572	0.1574
Fec	-	-	Fec	-	-
	0.8239	0.5393		0.1739	0.8291
T.Ovo	-	-	EggSize	-	-
	0.4132	0.4462		0.1245	0.6429
D.Mult	-	-	Spaw.M	-	-
	0.6540	0.7552		0.1576	0.0667
D.Uni	-	-	Spaw.S	-	-
	0.4986	0.5757		1.0396	0.4402
Def	-	-	Def	-	-
	0.3168	0.6179		0.3416	0.7293

Espécies	Axis 1	Axis 2	Espécies	Axis 1	Axis 2
<i>A. lacustris</i>	0.1028	-	<i>A. pantaneiro</i>	0.3660	0.6096
<i>A. militaris</i>	-	-	<i>A. plagiozonatus</i>	2.1537	-
	0.3089	0.2599			1.4872
<i>A. affinis</i>	1.7546	1.6807	<i>A. inermis</i>	-	0.6409
				0.8195	
<i>A. ellisi</i>	0.8797	-	<i>A. ucayalensis</i>	-	0.1743
		0.5488		0.7355	
<i>A. fasciatus</i>	1.0254	1.0550	<i>A. crassipinnis</i>	2.7193	-
					0.5028
<i>A. lacustris</i>	1.4797	0.2823	<i>A. osteomystax</i>	-	0.2746
				0.3764	
<i>A. schubarti</i>	0.9893	0.5106	<i>C. jenynsii</i>	1.3110	0.1234

<i>B. orbignyana</i>	-		<i>C. kelberi</i>	-	
	0.7839	0.6009		1.4422	0.3378
<i>C. callichthys</i>		-	<i>C. piquiti</i>	-	
	0.9886	3.0013		1.4556	0.3842
<i>C. paranaense</i>		-	<i>C. gariepinus</i>	-	
	1.9234	2.4629		1.0497	1.3589
<i>C. britskii</i>		-	<i>C. macropomum</i>		
	1.7210	1.2165		0.8593	2.9146
<i>C. modestus</i>			<i>E. erythrinus</i>	-	
	0.5512	0.4055		0.8616	0.0539
<i>C. nagelii</i>			<i>G. sveni</i>	-	
	0.4250	0.9578		1.3681	1.0526
<i>E. trilineata</i>		-	<i>G. pantanal</i>		
	1.1680	0.6724		2.1395	2.6178
<i>E. virescens</i>		-	<i>H. orthonops</i>		
	1.2052	0.8682		1.9243	1.2208
<i>G. gulo</i>		-	<i>H. unitaeniatus</i>	-	
	0.5555	0.4046		0.9795	0.1932
<i>G. inaequilabiatus</i>		-	<i>H. mbigua</i>		
	0.3346	0.2450		0.5124	0.3465
<i>G. sylvius</i>		-	<i>H. oreomaculatus</i>	-	
	0.1181	1.2888		0.3344	0.6537
<i>H. platyrhynchus</i>	-	-	<i>H. commersoni</i>	-	-
	1.5192	0.0882		1.1043	1.8335
<i>H. argentinensis</i>		-	<i>L. araguaiaie</i>		
	0.4847	1.4018		2.1933	1.2226
<i>Hoplias</i> sp2		-	<i>L. platymetopon</i>	-	-
	0.3526	1.4450		1.6790	1.5190
<i>H. littorale</i>		-	<i>L. rostratus</i>	-	-
	0.8737	2.7410		0.8164	1.6624
<i>H. ancistroides</i>			<i>M. macrocephalus</i>		
	3.2420	0.0153		0.6642	3.1184
<i>H. hermanni</i>		-	<i>M. lippincottianus</i>		
	3.4749	0.0741		1.0573	0.0103
<i>H. iheringii</i>			<i>P. galeatus</i>		
	3.0946	-		-	-

		0.1947			0.3028	0.4070
<i>H. regani</i>	2.4043	-	0.2856	<i>P. ornatus</i>	0.6887	1.1343
<i>H. strigaticeps</i>	1.9857	-	0.1115	<i>P. squamosissimus</i>	0.1022	0.8944
<i>I. labrosus</i>	0.2467	-	1.4376	<i>P. armatulus</i>	-	-
<i>L. vittatus</i>	1.0830	-	0.7651	<i>P. amandae</i>	3.1759	2.7303
<i>L. friderici</i>	0.2133	-	0.9797	<i>P. falkneri</i>	3.2413	2.7808
<i>L. lacustris</i>	0.6863	-	0.3080	<i>P. kennedyi</i>	2.2364	0.9623
<i>L. octofasciatus</i>	0.9554	-	0.3013	<i>P. reticulatum</i>	0.4833	2.8542
<i>L. striatus</i>	0.4247	-	0.9627	<i>P. granulatus</i>	1.1580	1.8715
<i>L. proluxa</i>	2.1981	-	0.6405	<i>P. ambrosettii</i>	0.5537	0.7479
<i>M. parananus</i>	1.8344	-	0.0289	<i>R. hahni</i>	0.6366	0.6819
<i>M. obtusidens</i>	0.7962	-	0.9810	<i>R. descavadensis</i>	0.0945	0.4683
<i>M. piavussu</i>	0.3617	-	0.2932	<i>Satanoperca</i> sp.	1.6287	1.0524
<i>M. intermedia</i>	0.9010	-	0.9801	<i>S. borelli</i>	0.1225	1.3045
<i>M. tiete</i>	0.8470	-	0.0655	<i>S. marginatus</i>	0.0156	0.4126
<i>P. stramineus</i>	2.0683	-	1.0659	<i>S. lima</i>	0.0158	2.4931
<i>P. mesopotamicus</i>	1.3430	-	0.4090	<i>S. brevipinna</i>	1.6632	0.5699
<i>P. avanhandavae</i>	1.0505	-	0.2290	<i>T. paraguayensis</i>	0.0023	0.3090
<i>P. gracilis</i>	0.9313	-	-			

		0.5744
<i>P. maculatus</i>	- 0.2813	0.5115
<i>P. mysteriosus</i>	0.3356	0.5300
<i>P. pirinampu</i>	- 1.0144	- 0.2392
<i>P. lineatus</i>	- 1.1345	0.9967
<i>P. corruscans</i>	- 1.7652	- 0.3606
<i>R. quelen</i>	0.7653	- 0.2467
<i>R. vulpinus</i>	- 1.6648	0.4148
<i>R. aspera</i>	1.0167	1.9251
<i>R. dorbignyi</i>	1.0194	1.4641
<i>S. brasiliensis</i>	- 1.1714	0.3673
<i>Salminus_hilarii</i>	- 0.3674	0.3579
<i>S. altoparanae</i>	- 0.0057	- 0.1281
<i>S. nasutus</i>	0.3729	- 0.3799
<i>S. maculatus</i>	0.3146	- 1.3653
<i>S. insculpta</i>	0.1357	0.8736
<i>S. macrurus</i>	0.3071	- 1.8499
<i>S. marmoratus</i>	0.8850	- 2.5612
<i>Z. jahu</i>	- 1.0806	- 0.0495
