

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

DANIELA MARIA SANDOLI EMERICH

**Alimentação e assimilação energética de peixe herbívoro como indicadores de
invasão em planície de inundação Neotropical**

Maringá
2019

DANIELA MARIA SANDOLI EMERICH

Alimentação e assimilação energética de peixe herbívoro como indicadores de invasão em planície de inundação Neotropical

Dissertação 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 Mestre em Ecologia e Limnologia.
Área de concentração: Ecologia e Limnologia
Orientadora: Prof.^a Dr.^a Evanilde Benedito

Maringá
2019

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

E53a Emerich, Daniela Maria Sandoli, 1994-
Alimentação e assimilação energética de peixe herbívoro como indicadores de invasão em planície de inundação Neotropical / Daniela Maria Sandoli Emerich. -- Maringá, 2019.
29 f. : il. (algumas color.).
Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)-- Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2019.
Orientadora: Prof.ª Dr.ª Evanilde Benedito.
1. Ecologia de rios - Fluxo energético - Cadeia alimentar - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Espécies invasoras - Indicadores biológicos - 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. -577.641309816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

DANIELA MARIA SANDOLI EMERICH

Alimentação e assimilação energética de peixe herbívoro como indicadores de invasão em planície de inundação Neotropical

Dissertação 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 Mestre em Ecologia e Limnologia pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof.^a Dr.^a Evanilde Benedito
Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

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

Prof. Dr. Diego Azevedo Zoccal Garcia
Universidade Estadual de Londrina (UEL)

Aprovada em: 22 de março de 2019.

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

Dedico esse trabalho aos meus pais
Angela Maria de Oliveira Sandoli e
José Gualberto Sandoli

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à Deus pela vida e pelas oportunidades concedidas que permitiram que eu chegasse até esse ponto tão importante que é o mestrado.

À minha família, pais Angela Maria de Oliveira Sandoli e José Gualberto Sandoli e irmão Marcelo Henrique Sandoli, por todo amor, dedicação e auxílio que embasou minha formação.

À minha querida orientadora Prof.^a Dr.^a Evanilde Benedito por me acolher em seu laboratório, por compartilhar seu precioso conhecimento e pelo seu incentivo e confiança constante.

Ao meu esposo Weiller Emerich de Almeida que foi amigo, namorado, noivo e companheiro ao longo do mestrado e que sempre me apoiou e encorajou.

Aos meus amigos de laboratório de ecologia energética: Gislaine, Gustavo, Gabriel, Regiane, Laryssa, Beatriz, Raquel, Matheus, Camila, Ana Carolina, Louise, Amanda Maciel, Amanda Caroline, Driele, Lucas, Daiane, Luany e Vinícius, pelo compartilhamento de conhecimento, experiências de vida, estresse, alegrias e comidinhas.

À Gisele Pinha, em especial, que me ajudou muito nas análises estatísticas e à Camila Gentilin Bília Avanci, nas leituras e correções da dissertação.

Ao laboratório de ictiologia trófica: Bárbara, Natália, Thiago e Matheus, que me acolheram carinhosamente e auxiliaram nas análises dos estômagos. Em especial à Dr.^a Rosemara Fugi pelo acolhimento em seu laboratório, auxílio e atenção.

Aos membros do laboratório de macrófitas aquáticas, Márcio pela coleta de macrófitas e ao Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz pela ajuda na identificação das macrófitas.

Às técnicas Érica (Ériquinha) e Cintia pela imensa ajuda na separação e preparação das amostras. Aos professores do curso de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais por fazerem parte da construção do meu conhecimento.

Aos amigos da minha turma de mestrado, por compartilharem conhecimentos e momentos de descontração.

À minha sogra Nicea Emerich de Almeida que me ofertou conselhos e encorajamento, além de vários almoços em dias de correria.

Aos funcionários vinculados ao Nupélia, pelo suporte e disposição. Especialmente, agradeço à Elizabete, Jocemara, João e Salete.

Ao Nupélia, pela infraestrutura.

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

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPQ/PELD) pelo apoio financeiro.

E ao apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001, pela bolsa de Mestrado.

Alimentação e assimilação energética de peixe herbívoro como indicadores de invasão em planície de inundação Neotropical

RESUMO

A composição da dieta, densidade energética (DE) e fator de condição corporal (\widehat{M}_i), constituem-se em ferramentas úteis na identificação da estrutura e funcionamento da cadeia alimentar aquática, e nos impactos conferidos às comunidades. Sob a hipótese de que a população de *Schizodon borellii* apresente menor variabilidade de itens alimentares e conseqüentemente, menores valores nos parâmetros fisiológicos (DE e \widehat{M}_i) no ambiente mais impactado pela invasão de espécies, quando comparados com às populações de ambientes com menor influência de espécies invasoras, foram realizadas amostragens numa planície de inundação Neotropical entre 2015 e 2018. A composição, a variabilidade dos itens alimentares e DE diferiram entre os subsistemas, sendo os maiores valores registrados no ambiente mais impactado. Os menores valores de \widehat{M}_i foram observados no subsistema mais impactado, e os considerados menos impactados não diferiram entre si. A maior variabilidade de itens alimentares e a densidade energética encontrada no ambiente impactado, é decorrente da presença de espécies invasoras. Entretanto, nem sempre a maior variabilidade está relacionada a uma condição ideal de um ambiente. Supõe-se que os menores valores de \widehat{M}_i sejam decorrentes do gasto energético para manutenção no ambiente de maior transparência na coluna de água e associado a fuga da predação pelo invasor *Cichla kelberi* (tucunaré), se comparado com os investimentos em crescimento (menor comprimento padrão) e reprodução (menor abundância populacional). Para tanto, sugere-se a implementação de medidas de manejo e monitoramento que visem controlar a presença de espécies invasoras e garantir a manutenção da biodiversidade da fauna nativa.

Palavras-chave: Densidade energética. Fator de condição corporal. Espécies invasoras. Facilitação.

Feeding and energy assimilation of herbivorous fish as indicators of invasion in Neotropical floodplain

ABSTRACT

Diet composition, energy density (ED) and body condition factor (\widehat{M}_i) are useful tools to identify the structure and functioning of the aquatic food chain, as well as the impacts on communities. Thus, about the hypothesis that the population of a herbivorous fish species presents lower variability of food items and, consequently, lower values in the physiological parameters (ED and \widehat{M}_i) in the environment most impacted by the invasion of species, when compared to the populations of environments with less influence of invasive species, sampling was carried out on a Neotropical floodplain between 2015 and 2018. The composition and variability of food items, and ED, differed among subsystems, with the highest values recorded in the most impacted environment. The lowest values of \widehat{M}_i were observed in the most impacted subsystem, and those considered less impacted did not differ. The greater variability of food items and energy density found in the impacted environment is due to the presence of invasive species, which occurred exclusively at this location. It is assumed that the lower values of \widehat{M}_i are due to the energy expenditure of maintenance in the environment of greater transparency in the water column and associated with the escape of predation by the invader *Cichla kelberi* (Peacock bass), when compared with the investments in growth (lower standard length) and reproduction (lower population abundance). Therefore, it is suggested the implementation of management and monitoring measures that aim to control the presence of invasive species and ensure the maintenance of the biodiversity of native fauna.

Keywords: Energetic density. Body condition factor. Invasive species. Facilitation.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Biological Invasions*. Disponível em: <https://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10530?detailsPage=pltpci_1060750>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	12
2	MATERIAL E MÉTODOS	14
2.1	ÁREA DE ESTUDO E AMOSTRAGEM	14
2.2	ANÁLISE DA DIETA	16
2.3	ANÁLISE DA ENERGIA	16
2.4	ANÁLISE DE DADOS	17
3	RESULTADOS	18
3.1	ANÁLISE DA DIETA	18
3.2	ANÁLISE DA ENERGIA	19
4	DISCUSSÃO	22
	REFERÊNCIAS	25

1 INTRODUÇÃO

A introdução de espécies tem sido considerada uma das mais severas ameaças a biodiversidade (Clavero e García-Berthou 2005; Simberloff e Vitule 2014; Daga et al. 2015). Dentre os ecossistemas afetados, destacam-se os ambientes aquáticos continentais, os quais são considerados os mais prejudicados pela invasão de espécies (Dudgeon et al. 2006; Johnson et al. 2008; Mormul et al. 2010). Espécies invasoras promovem mudanças na biodiversidade, na dinâmica das comunidades nativas, e no ecossistema, o que pode levar à homogeneização biótica e espacial (Levine 2003; Vilà et al. 2011; Cucherousset et al. 2012; Daga et al. 2015; Petsch 2016). Assim, estudos que investigam a influência das espécies invasoras sobre as comunidades nativas, são importantes para o conhecimento dos reais impactos gerados pela invasão.

Planícies de inundação Neotropicais são ecossistemas complexos devido a sua extensão, diversidade de ambientes e manutenção da biodiversidade (Gopal e Junk 2000; Lévêque et al. 2007). A planície de inundação do alto rio Paraná, onde o principal subsistema é o Paraná, e seus afluentes são o rio Ivinhema e o rio Baía, é uma das principais planícies de inundação do Brasil (Agostinho et al. 2000). Apesar da grande importância desses sistemas, eles são afetados por diversas atividades humanas, entre elas a construção de barragens e introdução de espécies (Agostinho et al., 2007; 2016). Dentre os subsistemas citados, o que mais sofre com os impactos gerados pelo barramento é o Paraná, o qual apresenta alta transparência da água e elevada taxa de ocorrência de espécies invasoras (Agostinho et al. 2004; Message et al. 2016).

Em ambientes amplamente invadidos ocorrem interações entre os invasores, o que muitas vezes facilita o sucesso por outras espécies invasoras (Green et al. 2011; Engelkes e Mills 2013). Mudanças promovidas pela introdução de espécies podem alterar diretamente a disponibilidade de recursos alimentares e a dinâmica biológica das populações nativas, conduzindo a modificações da dieta por algumas espécies na busca de maximizar seu ganho energético (MacArthur e Pianka 1966; Dourado e Benedito-Cecilio et al. 2005). Embora alterações em algumas populações, como resultado da modificação de *habitat* e composição de espécies, pelas espécies invasoras, tenham sido documentadas (Pelicice e Agostinho 2009; Carniatto et al. 2014; Isaac et al. 2014), compreender como essas modificações afetam no uso de recursos alimentares e a condição corporal

de peixes é importante para detectar prejuízos sofridos por toda a população, os quais estendem-se a toda a comunidade biótica (Delariva e Agostinho 1999).

A análise da dieta, somada a quantificações da Densidade Energética (DE) e do fator de condição corporal (\widehat{M}_i), auxiliam na compreensão das modificações ao longo da cadeia alimentar, e da influência do ambiente sobre a espécie. Enquanto o espectro alimentar fornece informações sobre a diversidade de organismos presentes nos diferentes ecossistemas, a DE pode ser empregada na previsão de crescimento, e também no consumo de recursos alimentares, uma vez que os tecidos dos organismos refletem diretamente os alimentos ingeridos (Dourado e Benedito-Cecilio 2005). A condição corporal de diferentes indivíduos em uma população, com base em medidas de massa e tamanho corporal, fornece indicativos sobre a saúde do indivíduo, o que é refletido em toda a população (Peig e Green 2009). Desta forma, estas ferramentas colaboram para compreensão do funcionamento do sistema aquático quanto às transferências de energia entre organismos, e entre ambientes, auxiliando no manejo de sistemas ecológicos (Hahn et al. 1997; Dourado e Benedito-Cecilio 2005).

A espécie *Schizodon borellii*, BOULENGER, 1900, é um peixe herbívoro, que se alimenta de macrófitas, não nativo e de importância comercial, na planície de inundação do alto rio Paraná (Ferretti et al. 1996; Graça e Pavanelli 2007; Ota et al. 2018). Dessa forma, o objetivo deste estudo foi avaliar a composição da dieta, a densidade energética e o fator de condição corporal de populações de *S. borellii*, frente à invasão de espécies aquáticas. A espécie herbívora selecionada, apresenta ampla distribuição entre os ambientes (Ota et al. 2018) com diferentes intensidades de impactos, ideal por alimentar-se de produtores primários (Goulding 1980; Ferretti et al 1996), refletindo a energia predominante e disponível na base da cadeia alimentar. Assim, diferenças ambientais sentidas nos diferentes subsistemas devem ser refletidas nas preferências alimentares, na assimilação energética e na condição corporal da espécie. Supõe-se que as populações, presentes nos diferentes subsistemas da planície de inundação do alto rio Paraná, reflitam, por meio do alimento ingerido (dieta) e assimilado (Kcal/g de peso seco) e em seu fator de condição corporal (\widehat{M}_i), os diferentes graus de impactos ambientais. Portanto, testou-se a hipótese de que a população de *S. borellii* apresente menor variabilidade de itens alimentares e conseqüentemente, menores valores nos parâmetros fisiológicos (DE e \widehat{M}_i) no ambiente mais impactado pela introdução de espécies, quando comparados com às populações de ambientes com menor influência de espécies

invasoras. Prevê-se que ambientes menos impactados proporcionem maior diversidade de recursos alimentares, com menor influência de espécies invasoras na alimentação, na densidade energética e fator de condição corporal.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO E AMOSTRAGEM

O estudo abrangeu o último trecho livre de represamento do rio Paraná em território brasileiro, da planície de inundação do alto rio Paraná, com aproximadamente 230 km de extensão (Thomaz et al. 1997). Nesse trecho, encontra-se a planície de inundação do alto rio Paraná, a qual é composta por rios, canais, afluentes e lagoas conectadas e não conectadas (Agostinho et al. 2004), pertencentes aos subsistemas dos rios Ivinhema, Baía e Paraná. O subsistema do rio Paraná (22°50'S; 53°15'W), em decorrência da cascata de reservatórios a montante, que detêm nutrientes, apresenta alta transparência da água, o que favorece o domínio das algas e/ou macrófitas aquáticas submersas (Thomaz et al. 2009). Os subsistemas Baía (22°43'S; 53°17'W) e Ivinhema (22°47'S; 53°32'W), estão menos sujeitos aos efeitos dos represamentos (Agostinho et al. 2004). O subsistema do rio Ivinhema é considerado menos impactado, pois está inserido em uma área de preservação (Parque Estadual das Várzeas do Rio Ivinhema), apresenta maior cobertura ripária protegida (Arenas-Ibarra et al. 2012) e alta entrada de material alóctone. O subsistema do rio Baía encontra-se em uma situação intermediária entre os subsistemas citados acima (Roberto et al. 2009).

As amostragens foram realizadas com auxílio do Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD) (site 6) em 2015, 2016, 2017 (março, junho e setembro) e março de 2018. Foram realizadas amostragens em nove pontos, distribuídos pelos três subsistemas (Fig. 1).

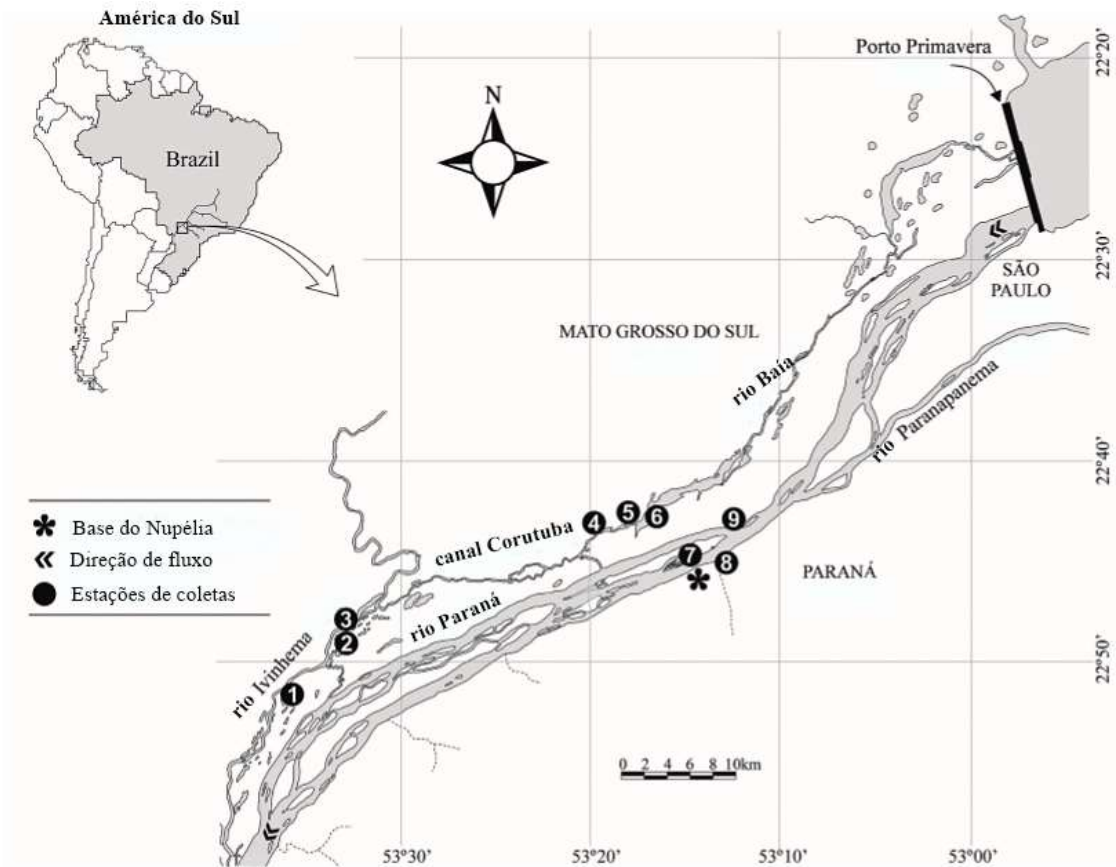


Figura 1. Locais de amostragem na planície de inundação do alto rio Paraná. Subsistema Ivinhema (1. lagoa Ventura; 2. lagoa do Patos; 3. rio Ivinhema), Baía (4. lagoa Guaraná; 5. lagoa Fechada; 6. rio Baía), e Paraná (7. ressaco Pau Véio; 8. rio Paraná; 9. lagoa das Garças).

Para as análises foram capturados exemplares de *S. borellii*, identificados segundo Ota et al. (2018). Os peixes foram amostrados com uso de redes de espera de diferentes tamanhos de malha (5 a 12 cm). Em seguida, foram anestesiados com benzocaína e eutanasiados conforme protocolo aprovado pelo Comitê de Ética no Uso de Animais da Universidade Estadual de Maringá (CEUA/UEM, nº1420221018, ID 001974). Foi obtido para cada indivíduo o comprimento padrão (Ls, em cm), o peso total (Wt, em g), o sexo e o estágio de desenvolvimento gonadal (Brown-Peterson et al. 2011). Dentre os indivíduos amostrados, foram selecionados exemplares em estágio de repouso, a fim de eliminar variações energéticas associadas ao crescimento somático e maturação gonadal (Garcia e Benedito 2010). Posteriormente, foram coletadas amostras de tecido muscular ($\approx 2 \text{ cm}^2$) a partir da inserção da nadadeira dorsal de cada indivíduo. As amostras, devidamente identificadas, foram limpas, enxaguadas em água destilada, envolvidas por papel

alumínio, e congeladas. Exemplares de *S. borellii* encontram-se depositados na coleção de peixes do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) da UEM nº NUP20005 e NUP20611.

2.2 ANÁLISE DA DIETA

Para determinar a composição da dieta, os estômagos foram dissecados e seus conteúdos analisados sob microscópio estereoscópico e óptico. Os itens alimentares foram identificados até o menor nível taxonômico possível. O volume total do conteúdo estomacal foi obtido em mL pelo deslocamento da coluna de água utilizando-se uma bateria de provetas graduadas, e posteriormente foi quantificado por meio do método volumétrico, o qual se registra o volume de cada item alimentar obtendo-se a porcentagem em relação ao volume total de todo o conteúdo estomacal (Hyslop, 1980). O volume de cada item foi quantificado por meio de placa milimetrada, obtido em mm³ e posteriormente transformado em mL (Hellawel e Abel, 1971).

2.3 ANÁLISE DA ENERGIA

Na determinação da DE, as amostras de músculos foram submetidas à secagem em estufa a 60°C (durante 48 horas) e maceradas com o auxílio de um moinho de esferas. A DE foi determinada em um calorímetro adiabático (Parr 6100) em quilocalorias por grama de peso seco (Kcal/g de PS).

O fator de condição corporal dos indivíduos, proposto por Peig e Green (2009), foi obtido a partir da equação: $\widehat{M}_i = M_i \left[\frac{L_0}{L_i} \right]^{bsma}$, onde M_i e L_i são a peso total e o comprimento padrão do indivíduo i , respectivamente; L_0 é um valor arbitrário de L_s , como por exemplo a média aritmética para a população; $bsma$ é o expoente estimado pela regressão de M e L ; e \widehat{M}_i é a massa corporal prevista para um indivíduo i quando a medida linear do corpo é padronizada para L_0 .

Assim, os valores de comprimento padrão (L_s) e peso total (W_t) de cada indivíduo foram ajustados em uma escala logarítmica na base 10 a curva da relação M e L , a fim de obter o coeficiente b . Em seguida, o $bsma$ foi estimado dividindo o valor de b pelo coeficiente r da

correlação de Pearson (LaBarbera 1989). Para L_0 foi calculada a média aritmética do comprimento padrão da população.

2.4 ANÁLISE DE DADOS

As mudanças na composição dos itens alimentares das populações de *S. borellii* foram investigados em cada subsistema. Para testar a hipótese proposta foi empregada a Análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA) (Anderson et al. 2008) aplicada sobre uma matriz de dados de itens alimentares por estômago analisado, com valores de volume dos itens alimentares para cada subsistema. A variabilidade entre os itens alimentares em cada um dos subsistemas foi avaliada por Testes de Homogeneidade de Dispersões Multivariadas (PERMDISP) (Anderson et al. 2006). Dessa forma, foi avaliada a diversidade beta das composições dos itens alimentares para cada subsistema, a partir da distância média de cada amostra ao centroide em um espaço multidimensional.

Considerando as diferenças esperadas na assimilação energética das populações de *S. borellii* (DE e \widehat{M}_i), entre os subsistemas, foram realizadas Análises de Variância (ANOVA *one-way*) tanto para DE quanto para \widehat{M}_i . As diferenças foram analisadas pelo teste de Tukey (Quinn e Keough 2002) com nível de significância de 5%.

Para as análises de permutação foi utilizada a dissimilaridade de Jaccard como medida de distância com dados transformados, obtidos com 999 permutações aleatórias, sendo as análises conduzidas no ambiente estatístico R 3.3.3 (R Core Team, 2017), com a utilização do pacote *vegan* (Oksanen et al., 2017), a partir da função *betadisper*. Essa função é uma das formas de cálculo da PERMDISP (Anderson, et al. 2006). Os testes de variância foram realizados no programa Statistica 7.0 (Statsoft 2005).

3 RESULTADOS

3.1 ANÁLISE DA DIETA

Foram analisados 136 estômagos, sendo 29 do subsistema do rio Ivinhema, 67 do rio Baía e 40 do rio Paraná. Constatou-se que a composição da dieta diferiu entre os subsistemas ($F_{(135,2)}: 11,66; p = 0,001$). A variabilidade na composição dos itens alimentares também foi diferente entre os subsistemas ($F_{(133,2)}: 4,50; p=0,01$), sendo a maior variabilidade de itens encontrada no rio Paraná (DMC=0,58), seguida do rio Baía (DMC=0,51) e rio Ivinhema (DCM=0,49) (Fig. 2). Dentre os itens analisados, os espécimes do Ivinhema consumiram: algas, perífiton, raízes, detrito, Cyperaceae, Poacea, *Equinodorus sp.*, e *Cabomba furcata*. Os do Baía consumiram: algas, detrito, Cyperaceae, *Equinodorus sp.* e *Cabomba furcata*. E os do Paraná consumiram: algas, Cyperaceae, *Pithophora oedogonia*, *Cabomba furcata*, *Hydrilla verticillata*, *Egeria najas*, *Salvinia auriculata* e *Limnoperma fortunei*. Apenas os amostrados no Paraná apresentaram itens alimentares de espécies invasoras à planície de inundação (Tabela 1).

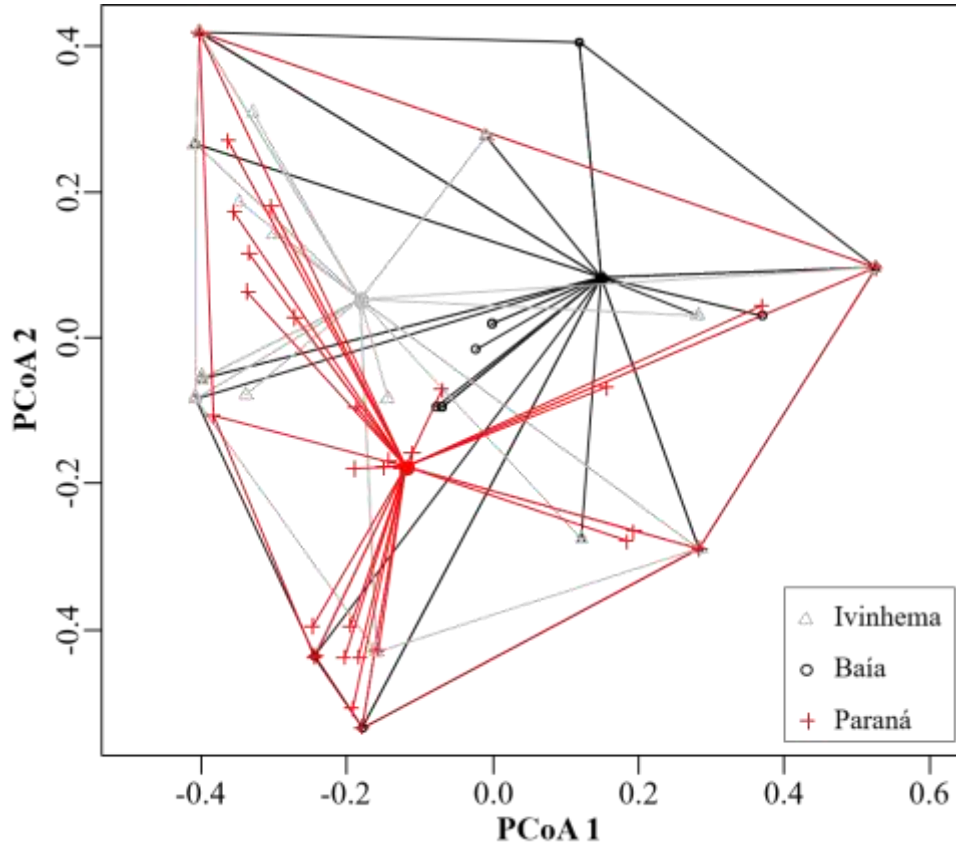


Figura 2. Variabilidade de itens alimentares de *Schizodon borellii*, em três subsistemas (Ivinhema, Baía e Paraná) da planície de inundação do alto rio Paraná.

Tabela 1 Percentual volumétrico (%V) dos itens alimentares na dieta de *Schizodon borellii* em três subsistemas da planície de inundação do alto rio Paraná (Ivi=Ivinhema; Bai=Baía; Par= Paraná). Valores entre parênteses representam o número de estômagos analisados. NAT= Nativa; INV= Invasora.

Item	Subsistema			Origem
	Ivi (29)	Bai (67)	Par (40)	
Algas	7,2	3,8	9,6	*
Perifíton	0,4			*
Raízes	0,4			*
Detrito	0,8	0,1		*
Cyperaceae	18,5	54,0	24,3	*
Poaceae	1,7			*
<i>Echinodorus sp.</i>	0,5	19,4		*
<i>Pithophora oedogonia</i> (Montagne) Wittrock			3,7	INV
<i>Cabomba furcata</i> Schult. & Schult.f. (1830)	47,5	11,8	4,7	NAT
<i>Hydrilla verticillata</i> (L. F.) Royle			10,8	INV
<i>Egeria najas</i> Planch.			5,7	NAT
<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.			3,1	NAT
<i>Limnoperma fortunei</i> (Dunker, 1857)			9,8	INV
Vegetal não identificado	22,7	10,8	28,3	*

*Origem não identificada

3.2 ANÁLISE DA ENERGIA

Os valores de DE diferiram entre os subsistemas ($F= 8,2$; $GL= 2$; $p< 0,05$), de acordo com a ANOVA *one-way*. Os valores de DE do subsistema Paraná foram maiores, e diferentes (*post-hoc* de Tukey) dos demais subsistemas (Paraná x Ivinhema: $p= 0,000$; Paraná x Baía: $p= 0,003$). Entre Ivinhema e Baía não houve diferença significativa (Ivinhema x Baía: $p= 0,772$) (Fig. 3).

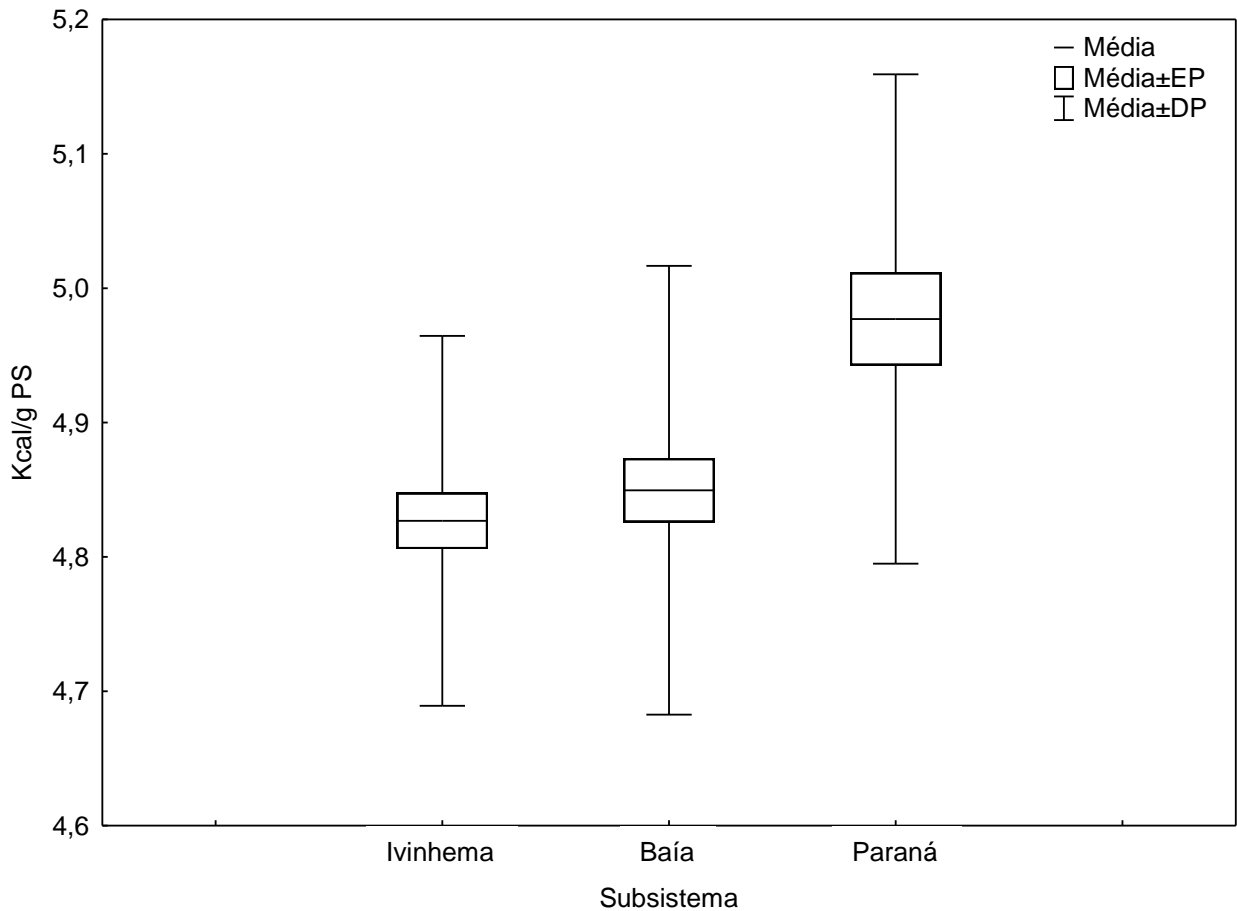


Figura 3. Valores de densidade energética (DE) (Kcal/g de Peso Seco) de *Schizodon borellii* em cada subsistema da planície de inundação do alto rio Paraná. (EP: Erro Padrão; DP: Desvio Padrão).

O \hat{M}_i foi diferente entre os subsistemas ($F= 11,05$; $GL= 2$; $p=0,000$), seguido pelo *post-hoc* de Tukey, foi observado que o Paraná foi o único subsistema que diferiu dos demais, com menores valores (Paraná x Ivinhema: $p<0,000$; Paraná x Baía: $p<0,000$). Entre Ivinhema e Baía, não foi observada diferença ($p=0,853$) (Fig. 4). A média dos valores, tanto para comprimento padrão quanto para peso total, foram menores para a população de *S. borellii* proveniente do subsistema Paraná, em relação às médias do Ivinhema e Baía (Tabela 2).

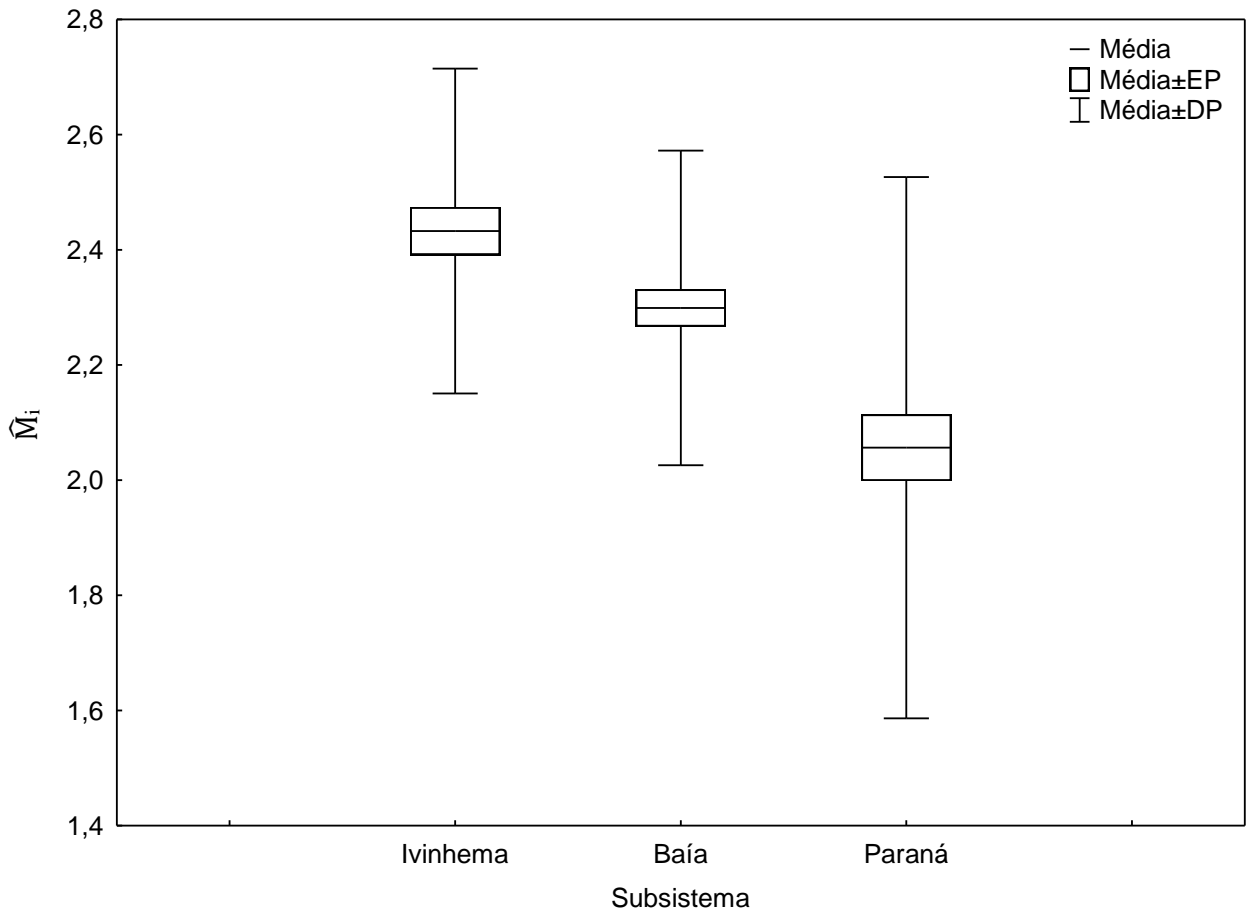


Figura 4. Valores do fator de condição corporal (\hat{M}_i) de *Schizodon borellii* de três subsistemas da planície de inundação do alto rio Paraná. (EP: Erro Padrão; DP: Desvio Padrão).

Tabela 2. Valores médios e Desvio Padrão (DP) do comprimento padrão (Ls); e do peso total (Wt); coeficiente b; coeficiente de Pearson e expoente bsma (valor de b pelo coeficiente r da correlação de Pearson) obtidos para cada população de *Schizodon borellii* em cada subsistema da planície de inundação do alto rio Paraná

Subsistema	Ls (cm) (Média±DP)	Wt (g) (Média±DP)	Coeficiente b	Correlação de Pearson	Expoente bsma
Ivinhema	21,7±3,6	251,9±126,6	2,88	0,97	2,97
Baía	21,6±3,4	246,4±114,5	2,92	0,96	3,04
Paraná	21,3±3,9	217,6±112,5	2,48	0,85	2,92

4 DISCUSSÃO

O subsistema Paraná apresentou maior variabilidade de itens alimentares, decorrente da presença de espécies invasoras, que foram registradas exclusivamente nesse local. Ambientes represados, são afetados por diversas consequências nos aspectos bióticos e abióticos (Ward e Stanford 1995; Agostinho et al. 2016). A modificação dessas características, favorece o estabelecimento de espécies não nativas (Johson et al. 2008; Agostinho et al. 2007, 2016; Message et al. 2016). Dessa forma, a maior variabilidade de itens encontrada no rio Paraná, proveniente de espécies invasoras, rejeita parte da hipótese, a qual propõe que a população de *S. borellii* proveniente de ambiente mais impactado pela introdução de espécies apresente menor variabilidade de itens alimentares. Porém, o fato da invasão reduzir a diversidade biótica, alterar a composição de espécies e a teia trófica (Michelan et al 2010; Simberloff et al 2013; Ruaro et al. 2018), essa maior variabilidade de itens alimentares encontrada pode ser reduzida ao longo do tempo (Vitule e Prodocimo 2012). Ademais, pode haver substituição das espécies nativas pelas invasoras, o que leva à homogeneização na escala de paisagem (Simberloff et al. 2013). Assim, os efeitos prejudiciais a longo prazo podem ser lentos, porém de grande impacto (Simberloff 2014).

Dentre os itens alimentares encontrados nos estômagos de *S. borellii* provenientes do subsistema Paraná, metade foi composto por macrófitas, das quais a mais consumida foi *Hydrilla verticillata*, que é reconhecida como uma das principais espécies de macrófitas invasoras submersas (Murphy 1988; Langeland 1996). *Hydrilla verticillata* possui várias estratégias de reprodução, como fragmentação de ramos e produção de turions, tubérculos e sementes (Langeland 1996), sendo a fragmentação a principal forma de dispersão (Owens et al. 2008). Assim, é possível que herbívoros, como *S. borellii*, que consomem apenas partes das plantas, atuem na “poda”, induzindo o crescimento somático e a dispersão de *H. verticillata* (Isaac et al. 2014), aumentando assim, a pressão de propágulos da macrófita invasora. Um ecossistema com elevada pressão de propágulos tem tendência a se tornar progressivamente instável, e cada vez mais susceptível a novas introduções, sobretudo em ambientes alterados por barragens (Ricciardi et al. 2011). Observou-se também, durante a análise estomacal, aderida a *H. verticillata*, a alga *Pithophora oedogonia*, relatado também por Algarte et al. (2015), e o molusco *Limnoperma fortunei*, ambas espécies invasoras na planície de inundação do alto rio Paraná. Neste estudo, foram encontrados moluscos com valvas íntegras, de forma que, o seu consumo por peixes pode facilitar sua dispersão.

Esse fato foi reforçado por Brown (2007) que constatou moluscos ainda vivos mesmo após a passagem pelo trato digestório de peixes.

Estudos relatam que *L. fortunei* apresenta potenciais impactos no ambiente aquático invadido, entre eles o aumento da transparência da água, o que atua de forma indireta na penetração da luz solar para macrófitas (Boltovskoy et al. 2009), entre elas *H. verticillata*. Assim, é notável um efeito *Invasional meltdown*, onde a presença de uma espécie invasora facilita a entrada de invasores secundários e eleva a pressão do propágulo, promovendo sua disseminação em todo o ecossistema (Green et al. 2011). Isso reforça ainda mais, que os impactos ambientais, e invasão de espécies, podem resultar na perda de espécies nativas e homogeneização biótica (McKinney e Lockwood 1999; Rahel 2000; Vitule et al. 2012; Petsch 2016; Azevedo-Santos et al. 2018).

Os maiores valores de DE para os indivíduos provenientes do subsistema Paraná podem estar relacionados diretamente com a presença dos itens invasores na alimentação dessa população, quando comparados com dos demais subsistemas, onde não ocorreram. Para as espécies exóticas obterem sucesso na invasão, essas devem apresentar vantagens sobre as espécies nativas. Um exemplo em plantas é o melhor aproveitamento dos nutrientes disponíveis, e assim, maior fornecimento de energia para seus consumidores (Davidson et al. 2011). Segundo Oliveira et al. (2018) a DE da macrófita invasora *H. verticillata* é maior que a nativa *Egeria najas*. Assim, o fato de *S. borellii* consumir mais a invasora, ao invés da nativa, está relacionado ao maior fornecimento de energia (Oliveira et al. 2018). Com isso a assimilação energética do peixe sofre influência direta. No subsistema do rio Paraná, foi o único onde ocorreu um item alimentar de origem animal invasor, o que também interfere diretamente na energia de *S. borellii*. Desse modo, a DE do consumidor pode ser favorecida, porém a qualidade energética deve ser afetada.

Outra questão que afeta na quantidade e qualidade energética do herbívoro é a presença de um predador invasor voraz, o tucunaré (*Cichla kelberi*), introduzido na planície de inundação do alto rio Paraná a partir de 1985 para fins de pesca esportiva (Agostinho 1997). A alta transparência da água do Paraná favorece esse predador visual, o que facilita a predação de peixes nativos (Pelicice e Agostinho 2009), os quais se defendiam, anteriormente, em águas com menor penetração de luz, como ainda é o caso dos rios Baía e Ivinhema. No rio Paraná, as presas agora são surpreendidas por uma habilidade de caça que era inexistente na região (Message et al., 2016), possibilitando que a população de *S. borellii* deste subsistema apresente maior conteúdo de energia muscular, mobilizada para a sobrevivência, como procura de refúgio e fuga do predador, do que

para outras atividades vitais. O sucesso de um organismo é influenciado pela energia disponível em seu corpo, a qual é distribuída entre o crescimento somático, desenvolvimento gonadal e as atividades metabólicas de manutenção no ambiente (Watt 1986). Destaca-se que indivíduos de *S. borellii* apresentaram menores valores de comprimento padrão no subsistema Paraná, o que reforça o investimento em sobrevivência no subsistema mais impactado. Entretanto, para confirmar esta hipótese futuros estudos experimentais devem ser conduzidos em campo e em laboratório. Em laboratório, é conhecido que a presença e ausência do predador alteram sobremaneira o comportamento da espécie presa (Figueiredo et al. 2016; Fiori et al. 2018), exigindo da mesma um maior investimento energético em evitar a predação.

O fator de condição corporal, que é considerado um indicador de sucesso de forrageamento passado, capacidade de combate e capacidade de lidar com pressões ambientais (Jakob et al. 1996), apresentou resultados contrários aos valores de DE, uma vez que foram menores no subsistema Paraná quando comparados com Baía e Ivinhema. Estes resultados reforçam mais uma vez a hipótese de que com uma maior disponibilidade de alimento com maior valor energético, a *H. verticillata*, o herbívoro tem maiores chances de adquirir mais energia. Entretanto, com uma maior probabilidade da predação pelo tucunaré, essa energia é investida em atividades metabólicas para sobrevivência, ou seja, a permanência no subsistema mais impactado demanda maior gasto energético.

Em suma, espécies invasoras exercem influência sobre a alimentação, assimilação energética e o fator de condição corporal das populações do herbívoro *S. borellii*, na planície de inundação Neotropical. Embora os resultados obtidos para a alimentação e a DE tenham sido opostos a hipótese, ressalta-se que a importância da investigação desses efeitos gerados pela invasão sobre a comunidade nativa, são fundamentais uma vez que as espécies invasoras alteram o fluxo de energia ao longo das cadeias alimentares. Desta forma, novos esforços devem ser implementados a fim de identificar alterações nos outros níveis da cadeia e em populações expostas aos diferentes níveis de conservação, com o intuito de conhecer e minimizar os impactos a biodiversidade.

REFERÊNCIAS

- Agostinho AA (1997) Composição Abundancia e Distribuição Espaço Temporal da Ictiofauna. A Planície de Inundação do Alto Parana: Aspectos Físicos, Biológicos e Socioeconômicos-Maringá 460
- Agostinho AA, Thomaz SM, Minte-Vera CV, Winemiller KO (2000) Biodiversity in the high Paraná River floodplain. *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation* 1:89-118
- Agostinho AA, Thomaz SM, Gomes LC (2004) Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *International Journal of Ecohydrology & Hydrobiology* 4:267-280
- Agostinho AA, Pelicice FM, Petry AC, Gomes LC, Júlio Jr HF (2007) Fish diversity in the upper Paraná River basin: habitats, fisheries, management and conservation. *Aquatic Ecosystem Health & Management* 10:174-186
- Agostinho AA, Gomes LC, Santos NC, Ortega JC, Pelicice FM (2016) Fish assemblages in Neotropical reservoirs: colonization patterns, impacts and management. *Fisheries Research* 173: 26-36
- Algarte VM, Dunck B, Bichoff A, Rodrigues L (2015) First record of *Pithophora oedogonia* (Montagne) Wittrock (Pithophoraceae) in the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Check List* 11:1722
- Anderson MJ, Ellingsen KE, McArdle BH (2006) Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology letters* 9:683-693
- Anderson M, Gorley RN, Clarke RK (2008) *Permanova+ for primer: Guide to software and statistical methods*. Primer-E Limited
- Arenas-Ibarra JA, Takeda AM, Fujita DS (2012) Hydrologic regime of the Ivinhema river (Mato Grosso do Sul, State) and its influence on zoobenthic assemblage. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 34:47-58
- Azevedo-Santos VM, Frederico RG, Fagundes CK, Pompeu PS, Pelicice FM, Padial AA et al (2018) Protected areas: A focus on Brazilian freshwater biodiversity. *Diversity and Distributions* 25:442-448
- Brown RJ (2007) Freshwater mollusks survive fish gut passage. *Arctic* 124-128
- Brown-Peterson NJ, Wyanski DM, Saborido-Rey F, Macewicz BJ, Lowerre-Barbieri SK (2011) A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Marine and Coastal Fisheries* 3:52-70
- Boltovskoy D, Karatayev A, Burlakova L, Cataldo D, Karatayev V, Sylvester F, Marinelarena A (2009) Significant ecosystem-wide effects of the swiftly spreading invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei*. *Hydrobiologia* 636:271-284
- Carniatto N, Fugi R, Thomaz SM, Cunha ER (2014) The invasive submerged macrophyte *Hydrilla verticillata* as a foraging habitat for small-sized fish. *Natureza & Conservação* 12:30-35

- Clavero M, García-Berthou E (2005) Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends Ecol Evol* 20:110
- Cucherousset J, Boulêtreau S, Martino A, Roussel JM, Santoul F (2012) Using stable isotope analyses to determine the ecological effects of non-native fishes. *Fisheries Management and Ecology*, 19:111-119
- Daga VS, Skóra F, Padial AA, Abilhoa V, Gubiani ÉA, Vitule JRS (2015) Homogenization dynamics of the fish assemblages in Neotropical reservoirs: comparing the roles of introduced species and their vectors. *Hydrobiologia* 746:327-347
- Davidson AM, Jennions M, Nicotra AB (2011) Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology letters* 14:419-431
- Delariva RL, Agostinho AA (1999) Introdução de espécies: uma síntese comentada. *Acta Scientiarum* 21:255-262
- Dourado ECS, Benedito-Cecilio E (2005) Ecologia energética de peixes: influência de fatores abióticos e bióticos. Maringá, Eduem, (Coleção Fundamentum, n. 16)
- Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, Kawabata ZI, Knowler DJ, Lévêque C, Naiman RJ, Prieur-Richard AH, Soto D, Stiassny MLJ, Sullivan CA (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews* 81:163-182
- Engelkes T, Mills NJ (2013) A fast-track for invasion: invasive plants promote the performance of an invasive herbivore. *Biological invasions* 15:101-111
- Ferretti C, Andrian I, Torrente G (1996) Dieta de duas espécies de Schizodon (Characiformes, Anostomidae), na planície de inundação do alto Rio Parana e sua relação com aspectos morfológicos. *Boletim do Instituto de Pesca* 23
- Figueiredo BR, Mormul RP, Chapman BB, Lolis LA, Fiori LF, Benedito E (2016) Turbidity amplifies the non-lethal effects of predation and affects the foraging success of characid fish shoals. *Freshwater biology* 61:293-300
- Fiori LF, Figueiredo BR, Pavanello A, Alves VS, Mathias PCDF, Benedito E (2018) Physiological responses of anti-predation in prey fish to the threat of piscivorous fish in different underwater visibility conditions. *Iheringia. Série Zoologia* 108
- Garcia DA, Benedito E (2010) Variation in energy density of *Loricariichthys platymetopon* (Siluriformes: Loricariidae) in the upper Paraná River basin. *Neotropical Ichthyology* 8:321-327
- Gopal B, Junk WJ (2000) of Book: Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation. 2nd edn. Backhuys Publishers
- Goulding M. (1980) The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history. Univ of California Press
- da Graca WJ, Pavanelli CS (2007) Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. EDUEM, Maringá
- Green PT, O'Dowd DJ, Abbott KL, Jeffery M, Retallick K, Mac Nally R (2011) Invasional meltdown: invader–invader mutualism facilitates a secondary invasion. *Ecology* 92: 1758-1768

- Hahn NS, Andrian IF, Fugi R, Almeida ALL (1997) Ecologia trófica. In: VAZZOLER, A. E. A. M. et al. (Ed.). A planície de inundação do Alto Rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos. Maringá: EDUEM. p. 209-228
- Hellawell JM, Abel R (1971) A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. *Journal of Fish Biology* 3: 29–37
- Hyslop EJ (1980) Stomach contents analysis review of methods and their applications. *Journal of Fish Biology* 17:411–429
- Isaac A, Fernandes A, Ganassin MJM, Hahn NS (2014) Three invasive species occurring in the diets of fishes in a Neotropical floodplain. *Brazilian Journal of Biology* 74:S016-S022
- Jakob EM, Marshall SD, Uetz GW (1996) Estimating fitness: a comparison of body condition indices. *Oikos* 61-67
- Johnson PT, Olden JD, Vander Zanden MJ (2008) Dam invaders: impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6:357-363
- LaBarbera M (1989) Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst* 20:97–117
- Langeland KA (1996) *Hydrilla verticillata* (LF) Royle (Hydrocharitaceae)," The Perfect Aquatic Weed". *Castanea* 293-304
- Lévêque C, Oberdorff T, Paugy D, Stiassny MLJ, Tedesco PA (2007) Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. In *Freshwater animal diversity assessment* (p. 545-567). Springer, Dordrecht
- Levine JM, Vila M, Antonio CMD, Dukes JS, Grigulis K, Lavorel S (2003) Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270:775-781
- MacArthur RH, Pianka ER (1966) On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100: 603-609
- Message HJ, Santos DA, Baumgartner MT, Affonso IP (2016) Planícies de inundação: a biodiversidade do rio Paraná ameaçada. *Ciência Hoje* 56:334
- Michelan TS, Thomaz SM, Mormul RP, Carvalho P (2010) Effects of an exotic invasive macrophyte (tropical signalgrass) on native plant community composition, species richness and functional diversity. *Freshwater Biology* 55:1315-1326
- McKinney ML, Lockwood JL (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in ecology & evolution* 14:450-453
- Mormul RP, Michelan TS, Thomaz SM (2010) Espécies exóticas e invasoras no Brasil: a grande preocupação com macrófitas aquáticas. *B Ablimno*, 39:1-3
- Murphy KJ (1988) Aquatic weed problems and their management: a review I. The worldwide scale of the aquatic weed problem. *Crop Protection* 7:232-248

- Oliveira MV, Dainez M, Bertoncin A P, Muniz C, Meurer T, Figueiredo BRS, Thomaz SM, Fávoro SL, Mormul RP (2018) Native snails choose an invasive over a native macrophyte as a food resource. *Canadian Journal of Zoology* (ja)
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D et al (2017) *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-2. <https://CRAN.Rproject.org/package=vegan>
- Ota RR, Deprá GDC, Graça WJD, Pavanelli CS (2018) Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes: revised, annotated and updated. *Neotropical Ichthyology* 16
- Owens CS, Grodowitz MJ, Smart RM (2008) Impact of insect herbivory on the establishment of *Hydrilla verticillata* (Lf) Royle fragments. *J. Aquat. Plant Manage* 46:199-202
- Peig J, Green AJ (2009) New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118:1883-1891
- Pelicice FM, Agostinho AA (2009). Fish fauna destruction after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) in a Neotropical reservoir. *Biological Invasions*, 11:1789-1801
- Petsch DK (2016) Causes and consequences of biotic homogenization in freshwater ecosystems. *International Review of Hydrobiology*, 101:113-122
- Quinn GP, Keough MJ (2002) *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press
- R Core Team (2017) *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. URL <http://www.R-project.org/>
- Rahel FJ (2000) Homogenization of fish faunas across the United States. *Science* 288:854-856
- Ricciardi A, Jones LA, Kestrup ASM, Ward JM (2011) Expanding the propagule pressure concept to understand the impact of biological invasions
- Roberto MC, Santana NF, Thomaz SM (2009) Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Brazilian Journal of Biology* 69:717-725
- Ruaro R, Mormul RP, Gubiani ÉA, Piana PA, Cunico AM, da Graça WJ (2018) Non-native fish species are related to the loss of ecological integrity in Neotropical streams: a multimetric approach. *Hydrobiologia* 817:413-430
- Simberloff D, Martin JL, Genovesi P, Maris V, Wardle DA, Aronson J et al (2013) Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in ecology & evolution* 28:58-66
- Simberloff D (2014) Biological invasions: what's worth fighting and what can be won?. *Ecological Engineering* 65:112-121
- Simberloff D, Vitule JR (2014) A call for an end to calls for the end of invasion biology. *Oikos* 123(4) 408-413
- Statsoft Inc (2005) *Statsoft, Inc STATISTICA: data analysis software system, version 7.1, 2005* <http://www.statsoft.com>

Thomaz SM, Roberto MDC, Bini LM (1997) Caracterização limnológica dos ambientes aquáticos e influência dos níveis fluviométricos. A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos

Thomaz SM, Carvalho P, Padial AA, Kobayashi JT (2009) Temporal and spatial patterns of aquatic macrophyte diversity in the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology* 69:617-625

Vilà M, Espinar JL, Hejda M, Hulme PE, Jarošík V, Maron JL, Pergl J, Schaffner U, Sun Y, Pyšek, P. (2011) Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology letters* 14:702-708

Vitule JRS, Skóra F, Abilhoa V (2012) Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Diversity and Distributions* 18:111-120

Vitule JRS, Prodocimo V (2012) Introdução de espécies não nativas e invasões biológicas. *Estudos de Biologia* 34:83

Ward JV, Stanford JA (1995) The serial discontinuity concept: extending the model to floodplain rivers. *Regulated Rivers: Research & Management* 10:159-168

Watt DJ (1986) Relationship of plumage variability, size and sex to social dominance in Harris' sparrows. *Animal Behaviour* 34:16-27