

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

JISLAINE CRISTINA DA SILVA

***Pterygoplichthys ambrosetti* (Holmberg, 1893) (Siluriformes: Loricariidae):**  
invasão, história de vida e impactos sobre o funcionamento do ecossistema

Maringá  
2019

JISLAINE CRISTINA DA SILVA

***Pterygoplichthys ambrosetti* (Holmberg, 1893) (Siluriformes: Loricariidae):**  
invasão, história de vida e impactos sobre o funcionamento do ecossistema

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

Orientadora: Dr.<sup>a</sup> Andréa Bialezki

Maringá  
2019

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

S586p Silva, Jislaine Cristina da, 1988-  
*Pterygoplichthys ambrosetti* (Holmberg, 1893) (Siluriformes: Loricariidae) :  
invasão, história de vida e impactos sobre o funcionamento do ecossistema / Jislaine  
Cristina da Silva. -- Maringá, 2019.  
127 f. : il. (algumas color.).

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade  
Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2019.  
Orientadora: Dr.<sup>a</sup> Andréa Bialezki.

1. *Pterygoplichthys ambrosetti* (Holmberg, 1893) (Siluriformes: Loricariidae)  
"cascudo blindado" - História de vida - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2.  
Peixes de água doce - Biologia reprodutiva - Desenvolvimento inicial. 3. Peixes de água  
doce - Espécies invasoras. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de  
Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos  
Continentais.

CDD 23. ed. -597.4915609816  
NBR/CIP - 12899 AACR/2

JISLAINE CRISTINA DA SILVA

***Pterygoplichthys ambrosetti* (Holmberg, 1893) (Siluriformes: Loricariidae):  
invasão, história de vida e impactos sobre o funcionamento do ecossistema**

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

Dr.<sup>a</sup> Andréa Bialetzki  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

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

Prof. Dr. Yzel Rondon Suárez  
Universidade Estadual do Mato Grosso do Sul (UEMS)

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Rosilene Luciana Delariva  
Universidade Estadual do Oeste do Paraná (UNIOESTE)

Prof. Dr. Roger Paulo Mormul  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 28 de março de 2019.

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

Dedico este trabalho a minha pequena Maria  
Júlia, a luz que iluminou todos os meus dias ao  
longo desta caminhada.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à Deus, pela vida e por ter me capacitado a chegar até aqui. Por todos os obstáculos e dificuldades superadas que me tornaram uma pessoa melhor e mais forte.

Aos meus pais Sebastião e Rosana, responsáveis pela minha educação e pela pessoa que sou hoje, pelo amor, incentivo e compreensão.

Ao meu esposo Luís Paulo, que além de todo amor, paciência e compreensão, esteve ao meu lado em cada passo dessa jornada. Agradeço pela linda família que formamos e pelo cuidado comigo e com nossa pequena Maria Júlia.

Agradeço a minha filha Maria Júlia, por ela existir em nossas vidas e tornar tudo mais belo. Ela é um anjo, e por ela luto e lutarei cada dia da minha vida.

Aos meus sogros Luiz e Lucimara, que considero meus pais de coração, pelo acolhimento, ajuda e palavras de estímulo e confiança.

À Dr.<sup>a</sup> Andréa Bialezki, por ter aceitado o desafio de me orientar, por todo conhecimento compartilhado, pelo exemplo de ética, profissionalismo e cientista a ser seguido. Pela compreensão nos momentos de contratempos que a maternidade nos impõe.

Aos meus colegas de laboratório, cada um deles foi muito importante nessa caminhada. Gazo, pelo seu comprometimento, dedicação e trabalho duro nas coletas de campo. Joyce, companheira impagável nas coletas, experimentos, laboratório e vida. Miro, por toda ajuda no delineamento e execução dos experimentos, nas coletas de campo e as discussões sobre os mais variados temas. Rafael, pela parceria de campo, laboratório e artigos. Eliana, Marcinha e Merieli pela ajuda nos experimentos, pela amizade, por me ouvir sempre, pelas palavras de incentivo. Gabi, pela ajuda e parceria nas análises de laboratório e artigos. Eduardo, pela ajuda com os desenhos para o trabalho de descrição, ele é o “cara” da ilustração e uma pessoa excepcional. Conrado e Manu, por me fazerem rir sempre hahaha.

Aos meninos de campo Tião, Tato, Chiquinho, Valdecir e Alfredo sem o árduo trabalho de vocês, muitas pesquisas nem saíam do papel. Ao seu Ni, nosso motorista e cozinheiro. Vocês são demais!

Aos professores do PEA por todo ensinamento, “puxões de orelha” e incentivo, que contribuíram para meu amadurecimento científico e evolução profissional.

Aos meus colegas de turma pelas parcerias e trocas de conhecimento durante as disciplinas, especialmente a Eloiza Muniz Caparros, pelo companherismo e amizade que levarei para toda vida.

As minhas eternas amigas Karine Orlandi Bonato, Mayara Pereira Neves, Renata Ruaro e Rosilene Delariva, que mesmo distantes, estiveram sempre presente nesta caminhada, tirando dúvidas e me incentivando em todos os momentos.

Ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA) da Universidade Estadual de Maringá por todo o suporte pessoal e logístico durante o doutorado, e pelo fornecimento de alguns dados utilizados nesta tese.

À Dra. Harumi Suzuki e Dr. Angelo Antônio Agostinho pelas contribuições e conhecimentos compartilhados.

Ao Dr. Cláudio Zawdazki pelo auxílio na identificação dos exemplares de peixes aqui utilizados, e o Dr. Wladimir Marques Domingues pela ajuda na confirmação dos estágios gonadais.

À secretaria e coordenação do PEA, pela disposição em sanar nossas dúvidas e ajuda aos alunos sempre que necessário.

À Biblioteca Setorial do Nupélia, Salete e João por todo suporte bibliográfico necessário para execução da tese e outros trabalhos.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de doutorado e taxa de bancada, que possibilitou a pesquisa e as coletas realizadas.

Ao projeto de pesquisa ecológica de longa duração - PELD sítio 6, financiados pelo PIE/PELD/CNPq (Processos nº520026/1998-5, 558118/2009-7 e 403686/2012-1) e o projeto Universal, o qual inclui as coletas de ictioplâncton, mantidos pelo CNPq (Processos nº 476162-2004-1, 485159/2007-4, 480804/2010-9 e 483324/2012-4).

Agradeço aos participantes da banca, que prontamente aceitaram contribuir com este trabalho. Suas sugestões foram muito valiosas.

A todos aqueles que direta ou indiretamente contribuíram para que essa caminhada fosse possível.

Só fazemos melhor aquilo que repetidamente insistimos em melhorar. A busca da excelência não deve ser um objetivo, e sim um hábito.

(ARISTÓTELES)

***Pterygoplichthys ambrosettii* (Holmberg, 1893) (Siluriformes: Loricariidae):  
invasão, história de vida e impactos sobre o funcionamento do ecossistema**

**RESUMO**

As invasões biológicas estão entre as maiores ameaças à biodiversidade global, e no Brasil a introdução de peixes não-nativos tem se tornado cada vez mais comum. Devido a esta problemática, estudos sobre a biologia das espécies não-nativas são necessários para o entendimento de aspectos relacionados as invasões biológicas e estabelecimentos bem-sucedidos. No entanto, os fatores relacionados a esses processos ainda carecem de informações, fato observado para a espécie de peixe invasora *Pterygoplichthys ambrosettii*. Considerada uma das espécies mais abundantes na planície de inundação do alto rio Paraná, sua introdução está cada vez mais generalizada, e mesmo assim não há estudos sobre a sua biologia e história natural. Neste estudo, analisou-se os aspectos relacionados a invasão, história de vida e impactos no ecossistema por *P. ambrosettii*, na bacia do alto rio Paraná. Especificamente objetivou-se (1) analisar a cronologia de invasão desta espécie, por meio de dados de longo prazo (1983-2017), a fim de identificar a sua principal rota ou fonte de dispersão na bacia; (2) conhecer a história de vida de *P. ambrosettii* e suas relações com a sua invasão e estabelecimento; (3) fornecer uma descrição detalhada do desenvolvimento embrionário, larval e juvenil de *P. ambrosettii*, obtidos a partir de reprodução induzida; (4) avaliar, por meio de uma abordagem experimental, o efeito da abundância de *P. ambrosettii* sobre o funcionamento do ecossistema. O histórico de invasão de *P. ambrosettii* confirmam seu *status* de introduzida no alto rio Paraná, provavelmente por meio do aquarismo, passando a ocorrer na região a partir de 1997. Atualmente esta espécie se encontra dispersa e estabelecida por toda a bacia, apresentando alto potencial de invasibilidade, o qual foi confirmado neste estudo. De maneira geral, aspectos da história de vida apresentada por esse loricarídeo, como proporção sexual 1:1, tamanho do corpo, fecundidade, tamanho de primeira maturação, cuidado parental, desenvolvimento embrionário longo, ovos grandes e larvas precociais, maximizam a sobrevivência da prole, e garantem o seu recrutamento. Características específicas dos ovos cooperam para resistência da prole, e consequentemente da espécie. Adicionalmente a todas as vantagens decorrentes da biologia de *P. ambrosettii*, observou-se que em altas abundâncias, esta pode promover efeitos consistentes sobre a ciclagem de nutrientes no ecossistema. As variáveis abióticas pH, oxigênio dissolvido e condutividade elétrica, foram alterados pelos tratamentos, bem como, a produtividade primária (clorofila-*a* e macrófitas aquáticas) que apresentaram elevadas concentrações e biomassa em função do aumento dos nutrientes (nitrogênio e fósforo) na coluna d'água. Uma redução na densidade e composição de protozooplâncton foram causados direta e indiretamente pelas alterações na qualidade da água. Condições específicas de um ambiente eutrofizado foram observadas. Mediante as perspectivas de uma espécie invasora, *P. ambrosettii* se mostrou um modelo expressivo com características singulares de história de vida e perturbações sobre as comunidades e estrutura funcional ecossistêmica.

**Palavras-chave:** Espécie invasora. Água doce. Desenvolvimento inicial. Reprodução. Abordagem ecossistêmica.

***Pterygoplichthys ambrosettii* (Holmberg, 1893) (Siluriformes: Loricariidae): invasion, life history and impacts on ecosystem functioning**

**ABSTRACT**

Biological invasions are among the greatest threats to global biodiversity, and in Brazil the introduction of non-native fish has become increasingly common. Due to this problem, studies on the biology of non-native species are necessary for the understanding of aspects related to biological invasions and successful establishments. However, the factors related to these processes still lack information, fact observed for the species of invasive fish *Pterygoplichthys ambrosettii*. This species is considered to be one of the most abundant in the floodplain of the Upper Paraná River, and its introduction is increasingly widespread, and yet much of its biology and natural history remain untested. Thus, the general objective of this thesis was to analyze aspects related to invasion, life history and impacts on the ecosystem by *P. ambrosettii*, in the upper Paraná River basin. First, the chronology of invasion of this species was analyzed by means of long-term data (1983-2017), in order to identify the main route or means of dispersion of this species in the basin. The second study aimed to know the life history of *P. ambrosettii* and its relations with its invasion and establishment. The third study provides a detailed description of the embryonic, larval and juvenile development, obtained from *P. ambrosettii* induced reproduction. The fourth study, through an experimental approach, analyzed the effect of the abundance of *P. ambrosettii* on the functioning of the invaded ecosystem. The historical invasion of *P. ambrosettii* confirms its status as introduced in the upper Parana River, possibly through aquarism, began to occur in the region as of 1997. It is currently dispersed and established throughout the basin, presenting high potential for invasiveness, which was confirmed in this study. In general, aspects of life history presented by this suckermouth armored catfishes, such as 1: 1 sexual ratio, moderate body size and fecundity, first maturation size, parental care, long embryonic development, large eggs and precocious larvae, maximize offspring survival, and guarantee their recruitment. In addition, specific egg characteristics, such as the ability to manage the use of endogenous oxygen and the adhesiveness, which reduce the friction within the nest, also cooperate for the resistance of the offspring, and consequently of the species. In addition to all the advantages already imposed by the biology of *P. ambrosettii*, it was observed that in high abundances, this can promote consistent effects on the cycling of nutrients in the ecosystem. The abiotic variables pH, dissolved oxygen and electrical conductivity were altered by treatments, as well as the primary productivity (chlorophyll-*a* and aquatic macrophytes), which presented high concentrations and biomass, as a function of the increase of nutrients (nitrogen and phosphorus) in the column of water. On the other hand, a reduction in the density and composition of protozooplankton were caused directly or indirectly by changes in water quality. At the end of the study, specific conditions of a eutrophic environment were observed. Thus, in view of the prospects of an invasive species, *P. ambrosettii* showed a very expressive model, with singular characteristics of life history and disturbances on the communities and functional ecosystem structure.

**Keywords:** Invasive species. Freshwater. Early development. Reproduction. Ecosystem approach.

Tese elaborada e formatada conforme as normas das publicações científicas *Biological Invasions*, *Acta oecologica*, *Aquaculture Research* e *Freshwater Biology*. Disponíveis em:

<[https://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10530?detailsPage=pltdi\\_106075](https://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10530?detailsPage=pltdi_106075)>

<<https://www.elsevier.com/journals/acta-oecologica/1146-609x/guide-for-authors>>

<<https://onlinelibrary.wiley.com/page/journal/13652109/homepage/forauthors.html>>

<[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1600-](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1600-0633/homepage/ForAuthors.html)

[0633/homepage/ForAuthors.html](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1600-0633/homepage/ForAuthors.html)>

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO GERAL .....</b>	<b>13</b>
<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>16</b>
<b>2 CRONOLOGIA DE INVASÃO E ESTABELECIMENTO DE UMA ESPÉCIE DE PEIXE NÃO-NATIVA COM ALTO RISCO DE INVASIBILIDADE.....</b>	<b>20</b>
<b>RESUMO.....</b>	<b>20</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>21</b>
<b>2.1 INTRODUÇÃO .....</b>	<b>22</b>
<b>2.3 MATERIAL E METÓDOS .....</b>	<b>24</b>
2.3.1 Dados de longo prazo .....	24
2.3.2 Dados de ocorrência .....	24
2.3.3 Invasibilidade .....	25
<b>2.4 RESULTADOS .....</b>	<b>25</b>
<b>2.5 DISCUSSÃO .....</b>	<b>29</b>
<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>34</b>
<b>3 RELAÇÃO DOS TRAÇOS DE HISTÓRIA DE VIDA COM A INVASÃO E ESTABELECIMENTO DE <i>Pterygoplichthys ambrosetti</i> (Holmberg, 1893), EM UMA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO .....</b>	<b>42</b>
<b>RESUMO.....</b>	<b>42</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>43</b>
<b>3.1 INTRODUÇÃO .....</b>	<b>44</b>
<b>3.2 MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>45</b>
3.2.1 Área de estudo .....	45
3.2.3 Análise dos dados .....	47
<b>3.3 RESULTADOS .....</b>	<b>49</b>
<b>3.4 DISCUSSÃO .....</b>	<b>56</b>
<b>3.5 CONCLUSÃO.....</b>	<b>60</b>
<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>61</b>
<b>APÊNDICE A - Nível hidrométrico (m) diário no rio Ivinheima, Planície de inundação do alto rio Paraná .....</b>	<b>69</b>
<b>4 REPRODUÇÃO INDUZIDA E DESENVOLVIMENTO INICIAL DE <i>Pterygoplichthys ambrosetti</i> (HOLMBERG, 1893) (SILURIFORMES: LORICARIIDAE), UMA ESPÉCIE ALTAMENTE INVASIVA .....</b>	<b>70</b>
<b>RESUMO.....</b>	<b>70</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>71</b>
<b>4.1 INTRODUÇÃO .....</b>	<b>72</b>

<b>4.2 MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	<b>74</b>
4.2.1 Reprodução induzida .....	74
4.2.2 Desenvolvimento inicial .....	75
4.2.3 Análises dos dados .....	76
<b>4.3 RESULTADOS</b> .....	<b>77</b>
4.3.1 Reprodução induzida .....	77
4.3.2 Desenvolvimento embrionário .....	77
4.3.3 Desenvolvimento larval .....	80
4.3.4 Análise de crescimento .....	85
<b>4.4 DISCUSSÃO</b> .....	<b>86</b>
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	<b>91</b>
<b>5 ESPÉCIE DE PEIXE INVASORA ALTERA A CICLAGEM DE NUTRIENTES COM EFEITOS SOBRE A ESTRUTURA DA COMUNIDADE: UMA ABORDAGEM EXPERIMENTAL</b> .....	<b>97</b>
<b>RESUMO</b> .....	<b>97</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>98</b>
<b>5.1 INTRODUÇÃO</b> .....	<b>99</b>
<b>5.2 MÉTODOS</b> .....	<b>101</b>
5.2.1 Desenho experimental .....	101
5.2.2 Variáveis mensuradas .....	102
5.2.3 Análises dos dados .....	103
<b>5.3 RESULTADOS</b> .....	<b>105</b>
5.3.1 Variáveis abióticas.....	105
5.3.2 Resposta dos nutrientes aos tratamentos .....	106
5.3.3 Efeitos dos nutrientes sobre as variáveis respostas .....	107
<b>5.4 DISCUSSÃO</b> .....	<b>112</b>
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	<b>117</b>
<b>APÊNDICE B – Figura 1. Média±erro padrão dos valores brutos dos nutrientes por tratamento</b> .....	<b>125</b>
<b>6 CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	<b>126</b>

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

As invasões biológicas estão entre as maiores ameaças à biodiversidade global (LUQUE *et al.*, 2014), perdendo apenas para redução de habitat e fragmentação da paisagem. (SIMBERLOFF *et al.*, 2013). Neste sentido, a gestão e controle de espécies não-nativas seja talvez o maior desafio que a biologia da conservação enfrentará nas próximas décadas (ALLENORF; LUNDQUIST, 2003). No Brasil, a introdução de peixes não-nativos tem se tornado muito comum (PELICICE *et al.*, 2014; AZEVEDO-SANTOS *et al.*, 2015), causando considerável preocupação, uma vez que as perturbações sobre a biodiversidade nativa tendem a ser mais difícil de detectar e mitigar em países mega diversos como o Brasil (VITULE, 2009; AZEVEDO-SANTOS *et al.*, 2015). Devido à esta problemática, medidas para evitar ou minimizar os efeitos das invasões devem ser tomadas, incluindo estudos em particular sobre as espécies invasoras (GARCIA *et al.*, 2012).

Para compreender a biologia e os mecanismos ecológicos de adaptação de uma espécie pode-se recorrer a estudos, como por exemplo, sobre o histórico de invasão, aspectos da história de vida e seus impactos sobre o ecossistema, pois esses são fatores primordiais para sua sobrevivência e sucesso nos locais invadidos (HOWETH *et al.*, 2016). Estudos de história de vida levam a previsões de quais espécies podem se tornar invasoras ou identificam fases, nas quais o controle ou erradicação seriam mais adequados e bem-sucedidos (ALLENORF; LUNDQUIST, 2003), além de embasar medidas de prevenção de novas introduções. A reprodução, por sua vez, representa um dos eventos mais importantes da biologia de uma espécie, pois o recrutamento e, por conseguinte, a perpetuação da linhagem depende desse processo (BALON, 1984). Características específicas como fecundidade, período reprodutivo e o tipo de desova são essenciais dentro da estratégia de manutenção de qualquer espécie de peixe (VAZZOLER, 1996), além de serem fortes preditores de invasibilidade (HOWETH *et al.*, 2016).

Em nível de ecossistema, uma espécie de peixe é considerada prejudicial se a sua presença levar a uma perda mensurável da diversidade ou provocar a mudança no seu funcionamento (GOZLAN *et al.*, 2010). Assim, estudos que identificam os possíveis efeitos de um invasor no novo ambiente ajudam a definir o conceito de impacto ecológico e relacioná-lo à uma determinada espécie, bem como, subsidiam na formulação de políticas mais robustas sobre as espécies não-nativas (SAGOFF, 2007).

Os fatores que levam ao sucesso dos invasores ainda carecem de estudos e informações para a maioria das espécies, sendo este o cenário atual para *Pterygoplichthys ambrosettii*

(Holmberg, 1893) (Siluriformes: Loricariidae), com as sinónimas *Pterygoplichthys anisitsi*, *Liposarcus anisitsi*, *Liposarcus ambrosettii*, popularmente conhecidos como “cascudo blindado”, “cascudo pintado” ou “acari”. Esta espécie é nativa das bacias do rio Paraguai, médio e baixo Paraná, Bermejo e Uruguai (WEBER, 2003), e nos últimos anos se tornou altamente abundante no alto rio Paraná, com populações estabelecidas nos principais rios da bacia (GRAÇA; PAVANELLI, 2007; GARCIA *et al.*, 2012, 2014; AZEVEDO-SANTOS *et al.*, 2015; OTA *et al.*, 2018; NOBILE *et al.*, 2018).

A bacia do rio Paraná representa a segunda maior área de drenagem hidrográfica da América do Sul (BARLETTA *et al.*, 2010) com uma área aproximada de 900.000 km<sup>2</sup> (ABOU RAFEE *et al.*, 2019). Este sistema tem sofrido crescentes reduções de seus trechos lóticos em território brasileiro, devido ao grande número de reservatórios (AGOSTINHO *et al.*, 2007; ZARFL *et al.*, 2015; MAKRAKIS *et al.*, 2019). Entre eles, encontra-se no rio Paraná o reservatório de Itaipu, formado em 1982, com uma extensão de 151 km. A barragem de Itaipu foi construída abaixo dos Salto de Sete Quedas localizada no município de Guaíra, uma barreira geográfica natural que separava duas ecorregiões ictiofaunísticas distintas e limitava a distribuição das populações do médio e baixo Paraná para o alto Paraná (ABELL *et al.*, 2008). Além disso, essa barragem foi construída logo abaixo de um trecho de planície de inundação, considerada um remanescente de áreas úmidas, de extrema importância na conservação da biodiversidade aquática de água doce (AGOSTINHO *et al.*, 2004). Com extensão de 230 km, atualmente a planície de inundação é limitada por Itaipu a jusante e Porto Primavera a montante, que dentre os diversos impactos causados por esses empreendimentos, sofre com as recorrentes introduções de espécies exóticas e homogeneização da fauna (AGOSTINHO *et al.*, 2008; VITULE *et al.*, 2012; PETESSE *et al.*, 2014; AZEVEDO-SANTOS *et al.*, 2015; CASIMIRO *et al.*, 2017).

Espécies do gênero *Pterygoplichthys* foram introduzidas em várias regiões do mundo (ORFINGER; GOODDING, 2018). Essas espécies apresentam grande porte, corpo coberto por grandes placas ósseas, boca ventral em forma de ventosa adaptado a sucção ou raspagem e respiração aérea acessória, podendo suportar até longos períodos de deficiência de oxigênio (HOOVER *et al.*, 2004; DA CRUZ *et al.*, 2013; HUSSAN *et al.*, 2016). No período reprodutivo, os machos constroem ninhos e apresentam cuidado parental, resultando em alta sobrevivência da prole, que juntamente com um crescimento rápido das larvas e adultos podem alcançar até 50 cm em curto período de tempo (MENDOZA *et al.*, 2007; NICO *et al.*, 2012). O gênero *Pterygoplichthys* também é altamente tolerante à má qualidade da água e poluição (CHAVEZ

*et al.*, 2006) e algumas espécies são tolerantes a salinidade (MENDOZA-ALFARO *et al.*, 2009).

Os indivíduos de *Pterygoplichthys* forrageiam no fundo de rios e lagos, enterram a cabeça no substrato e arremetem suas caudas, dilacerando plantas aquáticas submersas, o que reduz sua abundância (HOOVER *et al.*, 2004). No lago Okeechobee, na Flórida, os invasores deslocaram peixes nativos que usavam essa vegetação aquática para a desova e refúgio (MENDOZA-ALFARO *et al.*, 2009). Milhares de túneis escavados por uma espécie congênere (*Pterygoplichthys multiradiatus*) têm contribuído para os problemas de assoreamento e erosão no Havaí e, por causa de sua abundância, podem competir por alimento e espaço com espécies nativas com status de ameaçadas e/ou vulneráveis (MENDOZA-ALFARO *et al.*, 2009; NICO *et al.*, 2009; 2012, GIBBS *et al.*, 2013). Esta espécie também é conhecida por causar o deslocamento de peixes nativos na Índia e no México (KRISHNAKUMAR *et al.*, 2009; SANDOVAL-HUERTA *et al.*, 2012). Além disso, têm alterado de forma relevante a dinâmica dos nutrientes nos ambientes introduzidos (CAPPS; FLECKER, 2013a, 2013b). Uma vez estabelecidas, espécies deste gênero tornam-se abundantes e dispersam rapidamente (NICO *et al.*, 2012). Assim, o conjunto de todas essas características, aliada a falta de possíveis predadores para a fase adulta e a ausência de sobrepesca, baixa apreciação pelos pescadores (GARCIA *et al.*, 2014; ORFINGER *et al.*, 2019), possivelmente propicia alta capacidade dessas espécies se estabelecerem nos ambientes onde são introduzidos.

Considerando a introdução cada vez mais ampla de *Pterygoplichthys* e a frequência de estabelecimento, esse gênero provou ser altamente hostil e pode ser estimado como um dos grupos de peixes mais invasivos. Contudo, grande parte da biologia e história natural das populações introduzidas de *Pterygoplichthys* permanece não estudada (NICO *et al.*, 2009; 2012). Diante deste contexto, esse estudo teve como objetivo geral, analisar atributos relacionados a invasão, história de vida e impactos no ecossistema causados por *P. ambrosettii* na bacia do alto rio Paraná. O primeiro estudo descreve a cronologia de invasão, por meio de dados de longo prazo (1983-2017), a fim de identificar a principal rota ou fonte de dispersão dessa espécie na bacia, especialmente no remanescente livre da planície de inundação. Além disso, avaliou-se sua distribuição atual em toda bacia do alto rio Paraná e seu potencial de invasibilidade, identificando os traços funcionais que podem favorecer a sua invasão. O segundo estudo objetivou conhecer a história de vida de *P. ambrosettii* e suas relações com a sua invasão e estabelecimento, baseado em um ciclo anual de amostragens na lagoa dos Patos, planície de inundação do alto rio Paraná. O terceiro estudo fornece uma descrição detalhada do desenvolvimento embrionário, larval e juvenil, obtidos a partir de reprodução induzida. O

quarto trabalho, por meio de uma abordagem experimental, analisou o efeito da abundância de *P. ambrosettii* sobre o funcionamento do ecossistema, com efeitos sobre a ciclagem de nutrientes (nitrogênio e fósforo), alterando a dinâmica das demais comunidades.

## REFERÊNCIAS

ABELL, R. *et al.* Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. **BioScience**, v. 58, n. 5, p. 403–414, 2008.

Abou Rafee, S. A., Uvo, C. B., Martins, J. A., Domingues, L. M., Rudke, A. P., Fujita, T., & Freitas, E. D. (2019). Large-Scale Hydrological Modelling of the Upper Paraná River Basin. **Water**, 11(5), 882.

AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C.; PELICICE, F. M. **Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil**. Maringá: EDUEM, 2007.

AGOSTINHO, A. A.; PELICICE, F. M.; GOMES, L. C. Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. **Brazilian Journal of Biology**, v. 68, n. 4, p. 1119-1132, 2008.

AGOSTINHO, A. A.; THOMAZ, S. M.; GOMES, L. C. Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. **International Journal of Ecohydrology & Hydrobiology**, v. 4, n. 3, p. 267-280, 2004.

ALLENDORF, F. W.; LUNDQUIST, L. L. Introduction: population biology, evolution, and control of invasive species. **Conservation Biology**, v. 17, n. 1, p. 24–30, 2003.

AZEVEDO-SANTOS, V. M. *et al.* How to avoid fish introductions in Brazil: education and information as alternatives. **Natureza & Conservação**, v. 13, n. 2, p. 123–132, 2015.

BALON, E. K. Reflections on some decisive events in the early life of fishes. **Transactions of the American Fisheries Society**, v. 113, n. 2, p. 178–185, 1984.

BARLETTA, M. *et al.* Fish and aquatic habitat conservation in South America: a continental overview with emphasis on neotropical systems. **Journal of Fish Biology**, v. 76, n. 9, p. 2118–2176, 2010.

- CAPPS, K. A.; FLECKER, A. S. Invasive aquarium fish transform ecosystem nutrient dynamics. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 280, n. 1769, p. 20131520, 2013b.
- CAPPS, K. A.; FLECKER, A. S. Invasive fishes generate biogeochemical hotspots in a nutrient-limited system. **PLoS One**, v. 8, n. 1, p. e54093, 2013a.
- CASIMIRO, A. C. R. et al. Impoundments facilitate a biological invasion: dispersal and establishment of non-native armoured catfish *Loricariichthys platymetopon* (Isbrückler & Nijssen, 1979) in a Neotropical river. **Limnologia-Ecology and Management of Inland Waters**, v. 62, p. 34-37, 2017.
- CHAVEZ, J. M. et al. New Philippine record of south american sailfin catfishes (Pisces: Loricariidae). **Zootaxa**, v. 1109, n. 1, p. 57–68, 2006.
- DA CRUZ, A. L. et al. Air-breathing behavior and physiological responses to hypoxia and air exposure in the air-breathing loricariid fish, *Pterygoplichthys anisitsi*. **Fish Physiology and Biochemistry**, v. 39, n. 2, p. 243–256, 2013.
- GARCIA, D. A. Z. et al. Invasion characteristics of *Pterygoplichthys ambrosettii* (Holmberg, 1893) in the lower Paranapanema River, Brazil. **Journal of Applied Ichthyology**, v. 30, n. 5, p. 1041–1044, 2014.
- GARCIA, D. A. Z.; CASIMIRO, A. C. R.; ORSI, M. L. Introduction of the armored catfish, *Pterygoplichthys ambrosettii* (Holmberg, 1893), in a large effluent of the Upper Parana River Basin. **Journal of Applied Ichthyology**, v. 28, n. 1, p. 138–139, 2012.
- GIBBS, M. A.; KURTH, B. N.; BRIDGES, C. D. Age and growth of the loricariid catfish *Pterygoplichthys disjunctivus* in Volusia Blue Spring, Florida. **Aquatic Invasions**, v. 8, n. 2, p. 207–214, 2013.
- GOZLAN, R. E. et al. Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. **Journal of Fish Biology**, v. 76, n. 4, p. 751–786, 2010.
- GRAÇA, W. J.; PAVANELLI, C. S. **Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes**. Maringá: EDUEM, 2007.
- HOOVER, J. J.; KILLGORE, K. J.; COFRANCESCO, A. F. **Suckermouth catfishes: threats to aquatic ecosystems of the United States?** Aquatic Nuisance Species Research Program, v. 4, p. 1–14, 2004.

- HOWETH, J. G. et al. Predicting invasiveness of species in trade: climate match, trophic guild and fecundity influence establishment and impact of non-native freshwater fishes. **Diversity and Distributions**, v. 22, n. 2, p. 148–160, 2016.
- HUSSAN, A. et al. Suckermouth Sailfin Catfishes: A future threat to aquatic ecosystems of India. **Aquaculture Times**, v. 2, n. 6, p. 20–22, 2016.
- KRISHNAKUMAR, K. et al. When pets become pests—exotic aquarium fishes and biological invasions in Kerala, India. **Current science**, v. 97, n. 4, p. 474–476, 2009.
- LUQUE, G. M. et al. The 100th of the world’s worst invasive alien species. **Biological Invasions**, v. 16, n. 5, p. 981–985, 2014.
- MENDOZA, R. et al. Los peces diablo: especies invasoras de alto impacto. **Biodiversitas**, v. 70, p. 1–5, 2007.
- MENDOZA-ALFARO, R. et al. Armored Catfish (Loricariidae). Trinational Risk Assessment. **Trinational Risk Assessment Guidelines for Aquatic Alien Invasive Species**, p. 25–37, 2009.
- NICO, L. G. et al. Discovery of South American suckermouth armored catfishes (Loricariidae, *Pterygoplichthys* spp.) in the Santa Fe River drainage, Suwannee River basin, USA. **BioInvasions Record**, v. 1, n. 3, 2012.
- NICO, L. G. et al. Interactions between non-native armored suckermouth catfish (Loricariidae: *Pterygoplichthys*) and native Florida manatee (*Trichechus manatus latirostris*) in artesian springs. **Aquatic Invasions**, v. 4, n. 3, p. 511–519, 2009.
- NOBILE, A. B. et al. Distribution of non-native suckermouth armoured catfish *Pterygoplichthys ambrosettii* in the upper Paraná River basin, Brazil. **Journal of Fish Biology**, v. 92, n. 4, p. 1198–1206, 2018.
- ORFINGER, A. B., GOODDING, D. D. The global invasion of the suckermouth armored catfish genus *Pterygoplichthys* (Siluriformes: Loricariidae): annotated list of species, distributional summary, and assessment of impacts. **Zoological Studies**, v. 57, n. 7, 2018.
- ORFINGER, A. B.; LAI, Q. T.; CHABOT, R. M. Effects of nonnative fishes on commercial seine fisheries: evidence from a long-term data set. **Water**, v. 11, n. 6, p. 1165, 2019.
- OTA, R. R. et al. Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes: revised, annotated and updated. **Neotropical Ichthyology**, v. 16, n. 2, 2018.

- PELICICE, F. M. *et al.* A serious new threat to Brazilian freshwater ecosystems: the naturalization of nonnative fish by decree. **Conservation Letters**, v. 7, n. 1, p. 55–60, 2014.
- PETESSE, M. L.; PETRERE JR, M.; AGOSTINHO, A. A. Defining a fish bio-assessment tool to monitoring the biological condition of a cascade reservoirs system in tropical area. **Ecological Engineering**, v. 69, p. 139–150, 2014.
- SAGOFF, M. Are non-native species harmful? **Conservation Magazine**, v. 8, p. 20–21, 2007.
- SANDOVAL-HUERTA, E. R. *et al.* Nuevo registro de *Pterygoplichthys disjunctivus* (Actinopterygii: Loricariidae) en la desembocadura del río Coahuayana, Coahuayana, Michoacán, México. **Revista mexicana de biodiversidad**, v. 83, n. 1, p. 294–297, 2012.
- SIMBERLOFF, D. *et al.* Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. **Trends in ecology & evolution**, v. 28, n. 1, p. 58–66, 2013.
- VAZZOLER, A. E. A. M. **Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática. Maringá: EDUEM, 1996.**
- VITULE, J. R. S.; FREIRE, C. A.; SIMBERLOFF, D. Introduction of non-native freshwater fish can certainly be bad. **Fish and Fisheries**, v. 10, n. 1, p. 98–108, 2009.
- VITULE, J. R. S; SKÓRA, F.; ABILHOA, V. Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. **Diversity and Distributions**, v. 18, n. 2, p. 111-120, 2012.
- WEBER, C. Subfamily Hypostominae (armored catfishes). In: REIS, R. E., KULLANDER, S. O.; FERRARIS JR, C. J. (Eds.). **Check list of the freshwater fishes of South and Central America, EDIPUCRS, Porto Alegre, Rio Grande do Sul. Xi, 2003.**
- ZARFL, C., LUMSDON, A. E., BERLEKAMP, J., TYDECKS, L., & TOCKNER, K. A global boom in hydropower dam construction. **Aquatic Sciences**, v. 77, n. 1, p. 161-170, 2015.

## 2 CRONOLOGIA DE INVASÃO E ESTABELECIMENTO DE UMA ESPÉCIE DE PEIXE NÃO-NATIVA COM ALTO RISCO DE INVASIBILIDADE

### RESUMO

As invasões de espécies de peixes não-nativas estão em geral associadas as atividades humanas que violam barreiras historicamente intransponíveis às espécies em escalas locais e globais. No caso de *Pterygoplichthys ambrosettii*, considerada invasora na bacia do alto rio Paraná, ainda existem incertezas quanto a sua introdução, origem e o período que passou a ocupar essa bacia. As duas hipóteses mais aceitas sustentam que esta espécie colonizou a região após a supressão da barreira geográfica de Salto de Sete Quedas, ou ascendeu pelo canal da Piracema, ambas modificações resultantes da construção do reservatório de Itaipu. Uma terceira hipótese, está relacionada a dispersão por aquarismo. O objetivo desse estudo foi estabelecer a cronologia de invasão e o estabelecimento desta espécie no alto rio Paraná, baseando-se em dados de longo prazo (1983-2017), bem como, avaliar sua atual distribuição, potencial de invasibilidade (FISK) e traços funcionais que favoreceram a invasão. Os resultados indicam, que *P. ambrosettii* foi registrada pela primeira em 1997 no reservatório de Itaipu e em 2000 na planície de inundação, o que refuta as duas primeiras hipóteses, e fornece evidências de que o aquarismo seja a principal via de propágulo. Evidenciou-se que até o período avaliado (2017) a espécie está dispersa por toda a bacia com registro em 84 localidades. Com um escore de 29 no FISK é considerada altamente invasiva, exibindo diversos traços associados às invasões. Este estudo, portanto, elucidou quando e onde teve início o processo de invasão de *P. ambrosettii* na bacia do alto rio Paraná, sugerindo o aquarismo como potencial via de dispersão, e indica que sua ampla distribuição não-nativa extrapolou os limites impostos pelas barreiras geográficas.

**Palavras-chaves:** *Pterygoplichthys*; Dados de longo prazo; FISK; Alto rio Paraná; Invasão biológica.

## 2 CHRONOLOGY OF INVASION AND ESTABLISHMENT OF A NON-NATIVE FISH SPECIES WITH HIGH RISK OF INVASIBILITY: DESCENDING THE WAYS

### **ABSTRACT**

Invasions of non-native fish species are generally associated with human activities that violate historically insurmountable barriers to species on local and global scales. In the case of *Pterygoplichthys ambrosettii*, considered invasive in the upper Paraná River basin, there are still uncertainty as to its introduction, origin and the period that occupied this basin. The two most accepted hypotheses maintain that this species colonized the region after the Salto de Sete Quedas geographical barrier was suppressed, or ascended through the Piracema canal, both modifications resulting from the construction of the Itaipu reservoir. A third hypothesis is related to aquarium dispersion. The objective of this study was to establish the invasion chronology and the establishment of this species in the upper Paraná River, based on long-term data (1983-2017), as well as to evaluate its current distribution, invasiveness potential (FISK) and functional traits that favored the invasion. The results indicate that *P. ambrosettii* was first recorded in 1997 in the Itaipu reservoir and in 2000 in the floodplain, which refutes the first two hypotheses, and provides evidence that aquarism is the main propagation pathway. It was evidenced that until the evaluated period (2017) the species is dispersed throughout the basin with registration in 84 localities. With a FISK score of 29 it is considered highly invasive, displaying several traits associated with invasions. This study, therefore, elucidates when and where the invasion process of *P. ambrosettii* began in the upper Paraná River basin, suggesting aquarism as a potential dispersal route, and indicates that its broad non-native distribution has exceeded the limits imposed by the geographical barriers.

**Keywords:** *Pterygoplichthys*; Long-term data; FISK; Upper Paraná River; Biological invasions.

## 2.1 INTRODUÇÃO

Em uma escala de milhões de anos, a especiação e a extinção, bem como os processos geológicos e as alterações climáticas selecionaram conjuntos únicos de espécies em todo o globo (Lowe-McConnell 1969; Erwin 2009; Seehausen & Wagner 2014). No entanto, as atividades humanas rapidamente destruíram as barreiras naturais que isolavam historicamente as espécies, levando a homogeneização biótica e a alterações nos padrões de distribuição geográfica de muitas espécies em escalas locais e globais (Mack et al. 2000; Sala et al. 2000; Sakai et al. 2001; Simberloff et al. 2013).

Dentre os principais condutores da perda de biodiversidade estão as invasões biológicas (Vitule et al. 2012). O termo "espécies exóticas invasoras" foi estabelecido pela União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN) (2000) e se refere as espécies que se estabelecem em ambientes fora de sua área nativa, e cuja as introduções estão associadas a riscos significativos aos ecossistemas e ameaça à diversidade nativa, causando sérios danos econômicos e socioambientais (Gozlan et al. 2010). Essas espécies exóticas podem ser transportadas e introduzidas intencionalmente ou por acidente, e o rápido crescimento populacional, juntamente com a urbanização e a globalização dos recursos e seus intercâmbios contribuíram para acelerar este processo (Cassey et al. 2018).

As invasões biológicas induzidas pelo homem frequentemente resultam em dispersão a longa distância, onde as espécies estendem sua faixa de distribuição em um curto período de tempo (Simberloff et al. 2013). Dentre os meios mais comuns de propagação de espécies invasoras está o comércio global da aquariofilia, que dissemina anualmente milhares de espécies não-nativas por todo o mundo (Duggan et al. 2006; Copp et al. 2007; Howeth et al. 2016; Ferraz et al. 2018). Entre as muitas espécies de interesse neste segmento, um grupo de loricarídeos tem recebido maior atenção por registrar nas últimas décadas impactos em multiníveis do ecossistema invadido, como pouco se viu na história das invasões (Hoover 2004; Capps & Flecker 2013a). O gênero *Pterygoplichthys*, conhecido popularmente como “bagre blindado”, possui populações estabelecidas nos cinco continentes (Orfinger & Goodding 2018). Os principais impactos das espécies deste gênero estão associados a alta abundância, rápido crescimento e dispersão, elevada tolerância ambiental, deslocamento de espécies nativas, competição por alimento e espaço, assoreamento e erosão, alteração da dinâmica dos nutrientes, dentre outros (Mendoza-Alfaro et al. 2009; Nico et al. 2012; Capps & Flecker 2013a, 2013b).

*Pterygoplichthys ambrosettii* (Holmberg 1893), é nativa das bacias dos rios Paraguai, médio Paraná, Bermejo e Uruguai (Weber 2003), e possui atualmente distribuição não-nativa

no Brasil, Estados Unidos e Índia (Sinha et al. 2010; Orfinger & Goodding 2018). No Brasil, esta espécie é considerada não-nativa na bacia do alto rio Paraná (Weber 2003; Júlio Júnior et al. 2009; Garcia et al. 2012; Azevedo-Santos et al. 2015; Nobile et al. 2018), no entanto, ainda existem algumas incertezas quanto a sua origem e o período no qual ela passou a ocorrer na região. A literatura é inconclusiva em relação a principal via de dispersão da espécie. Alguns trabalhos citam Júlio Júnior et al. (2009), justificando que a espécie colonizou a região após a supressão da barreira geográfica de Salto de Sete Quedas em 1982, para construção do reservatório da Usina Hidrelétrica de Itaipu, ou ainda que o canal da Piracema (construído posteriormente nesta barragem) tenha sido uma rota de dispersão da espécie. Entretanto, especificamente este estudo apenas menciona sobre sua origem incerta na bacia, citando como possível meio de propágulo, o aquarismo; que tem sido apoiada por alguns autores (Garcia et al. 2012; Azevedo-Santos et al. 2015; Nobile et al. 2018). Além disso, ainda há controvérsias em relação a esta ser nativa ou introduzida na bacia do alto rio Paraná (Langeani et al. 2007; Azevedo-Santos et al. 2015). O que se comprova até o momento é que *P. ambrosettii* está presente e estabelecida em grandes e importantes rios da bacia e representa uma forte ameaça a fauna nativa e ao ecossistema local (Garcia et al. 2012, 2014, 2018; Nobile et al. 2018).

De acordo com a teoria de invasão biológica, quando uma espécie é introduzida o seu sucesso dependerá das características de história de vida, que podem ou não aumentar o potencial de invasibilidade e favorecer o seu estabelecimento e dispersão (García-Berthou 2007). Portanto, conhecer o histórico de invasão, incorporando os possíveis traços biológicos associados a um sistema de avaliação de risco, pode auxiliar no entendimento dos fatores que levam a invasões bem-sucedidas. Além disso, essas informações ajudam a prever futuras invasões e mitigar os efeitos de invasores recentes através da detecção precoce e da priorização de medidas de controle (Moyle & Marchetti 2006; Copp et al. 2009). Diante da problemática apresentada, este estudo teve por objetivo: 1) estabelecer a cronologia de invasão e o estabelecimento de *P. ambrosettii* no remanescente livre da bacia do alto rio Paraná, após a formação do reservatório de Itaipu; 2) avaliar a distribuição atual dessa espécie na bacia do alto rio Paraná; e 3) medir seu potencial de invasibilidade (FISK), identificando os traços funcionais que podem favorecer a sua invasão.

## 2.3 MATERIAL E METÓDOS

### 2.3.1 Dados de longo prazo

Uma série de dados históricos de capturas de *P. ambrosettii* foi utilizada neste estudo. As amostragens foram realizadas em seis períodos distintos, sendo três no reservatório de Itaipu, localizado na bacia do rio Paraná, Brasil (25°13'26,7"S, 54°29'06,7"W), entre os anos de 1983-1990, 1997-1998 e 2005-2006, com coletas realizadas no corpo principal do reservatório e nos principais tributários, utilizando-se redes de espera. Os outros três períodos são oriundos de coletas na planície de inundação do alto rio Paraná, a montante do reservatório de Itaipu (22°49'24,8"S, 53°31'45,1"W), onde foram realizadas amostragens no canal principal do rio, tributários e lagoas marginais, nos períodos de 1986-1995, 2000-2017 (Pesquisa ecológica de longa duração - PELD sítio 6) e entre 2002 e 2015 (projeto ictioplâncton), utilizando redes de espera, redes de plâncton e peneirões. Toda a série de dados foi concedida pelo Nupélia (Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura), da Universidade Estadual de Maringá.

Os dados de abundância total dos peixes foram tratados por ambiente (reservatório e planície), separados por período de desenvolvimento (juvenil e adulto), a fim de determinar quando e onde se iniciou o processo de invasão e o estabelecimento da espécie na bacia.

Para analisar a dinâmica populacional após a invasão, utilizou-se a abundância média apenas dos dados de captura na planície de inundação do alto rio Paraná, sem distinção entre períodos de desenvolvimento. Uma Análise de Variância (ANOVA *one-way*) foi utilizada para testar diferenças significativas na abundância média (variável resposta) entre os anos e biótopos amostrados (canal principal, rio e lagoa) como variáveis independentes. Essa análise foi realizada através da função *aov* no software R (R Core Team 2018), com nível de significância estatística de  $p < 0,05$ .

### 2.3.2 Dados de ocorrência

Os dados de ocorrência georreferenciados de *P. ambrosettii* na bacia do alto rio Paraná foram obtidos por meio de três bases de dados *online*: FishNet2 (<http://www.fishnet2.net/>), SpeciesLink (<http://splink.cria.org.br>) e Global Biodiversity Information Facility (GBIF; <http://www.gbif.org/>). As pesquisas no Google Acadêmico (<http://www.google.com/scholar/>), Web of Science (<http://isiknowledge.com/>) e Scopus (<https://www.scopus.com/search/form.uri>), complementaram os dados de ocorrências encontrados nos bancos de dados. Os termos *Pterygoplichthys anisitsi*, *Liposarcus anisitsi* e

*Liposarcus ambrosettii*, referentes à sinonímia das espécies, foram utilizados para a busca dos estudos e registros de ocorrência nas bases de dados. Os dados obtidos foram processados pelo Sistema de Informações Geográficas (SIG) QGIS versão 2.16.3 (QGIS, 2016).

### 2.3.3 Invasibilidade

Para classificar *P. ambrosettii* de acordo com seu potencial de invasibilidade, foi utilizada a ferramenta analítica *FISK – Freshwater Fish Invasiveness Screening Kit* versão v2.03 (Copp et al. 2009; 2013), desenvolvida pelo Centre for Environment, Fisheries and Aquaculture Science (CEFAS) da Universidade da Flórida, USA. *FISK* é um sistema de pontuação semiquantitativo baseado em um questionário que avalia elementos da biogeografia, história de invasão, biologia e ecologia das espécies de peixes (Copp et al. 2009), o qual foi preenchido com informações obtidas por meio de revisão da literatura. Essa ferramenta gera um valor de escore que classifica as espécies de peixes em baixo (score < 1), médio (1-19) ou alto risco (>19) de invasão. Esse limiar é baseado na calibração média do *FISK* aplicado em estudos no Brasil e em outros países (Copp et al. 2009, 2013; Hill et al. 2017). Cada resposta recebe um escore de certeza, que varia de 4 (muito certo) a 1 (muito incerto). Por fim, a análise indica o setor mais afetado em caso de estabelecimento da espécie (aquicultura, meio ambiente e incômodo social).

De acordo com a ferramenta *FISK* e literatura específica de invasão biológica, algumas características comportamentais e de história de vida podem ser preditoras de um processo de invasão bem-sucedido. Dessa forma, com base na literatura listamos os principais traços associados a invasão de peixes de água doce, e apontamos quais destes estão presentes em *P. ambrosettii*.

## 2.4 RESULTADOS

No reservatório de Itaipu amostragens periódicas da ictiofauna foram realizadas entre os anos 1983 a 1990, período no qual nenhum indivíduo de *P. ambrosettii* foi capturado. A primeira ocorrência da espécie só foi registrada neste local em 1997, sendo capturados 24 indivíduos (nove juvenis e 15 adultos) (Figura 1). Nas amostragens realizadas no ano de 1998, mais 15 indivíduos foram registrados. Posteriormente, nas coletas realizadas entre 2005-2006 apenas sete indivíduos juvenis foram coletados (Figura 1). Segundo os bancos de dados consultados, uma única ocorrência de um indivíduo jovem foi registrada no *SpeciesLink*, no reservatório de Itaipu, município de Santa Helena, em 1983.

Na planície de inundação, com amostragens realizadas desde 1986, o primeiro registro da espécie foi apenas no ano de 2000, com 185 indivíduos capturados (Figura 1). A partir deste período, as coletas contínuas e periódicas registraram um crescimento da população até 2016, com captura de 462 indivíduos só neste ano (Figura 1). O mesmo padrão foi observado para os juvenis, que a partir de 2002 foram registrados por toda a planície em números expressivos de indivíduos (Figura 1).

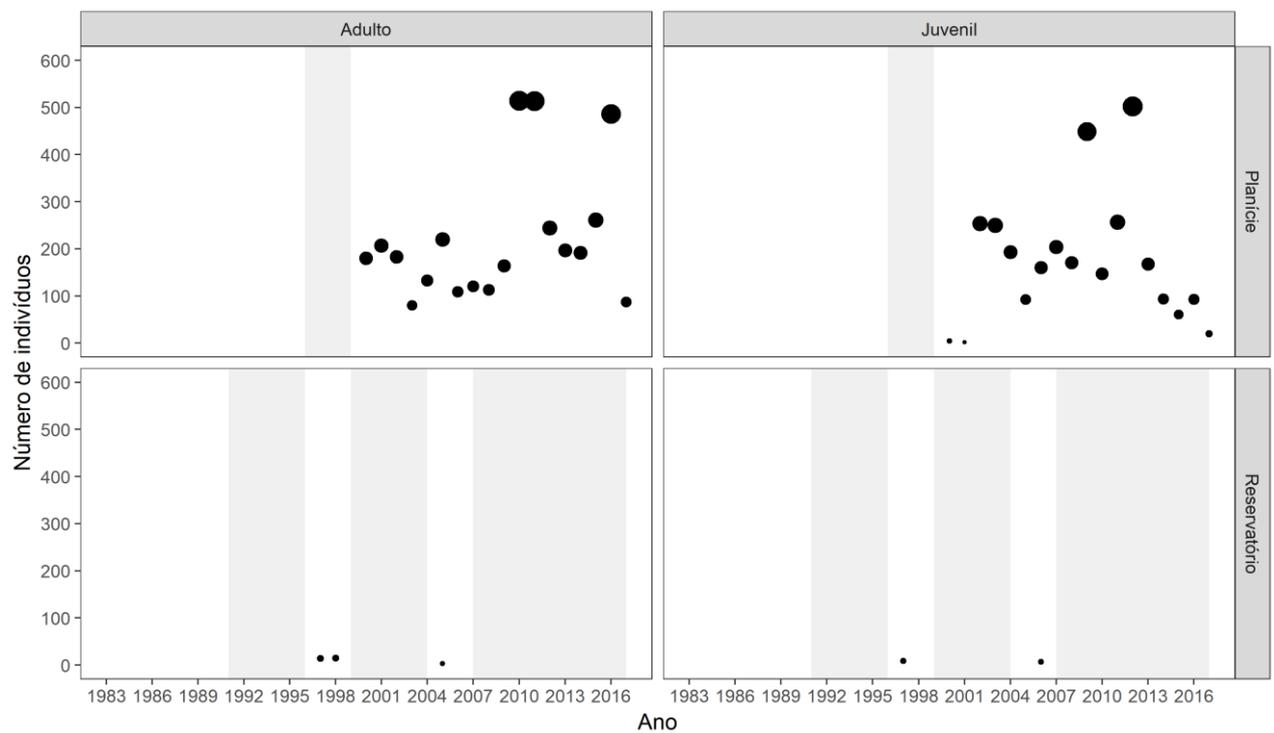


Figura 1. Abundância total de adultos e juvenis de *Pterygoplichthys ambrosettii*, coletados entre 1983 e 2006 no reservatório de Itaipu e entre 1986 e 2017 na planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil. Tarja cinza representa os intervalos em que não foram realizadas amostragens nestes ambientes.

Na planície de inundação a dinâmica populacional variou pouco ao longo do tempo, com exceção de 2010, 2011 e 2016, onde houve maiores capturas de *P. ambrosettii*, e que resultou em diferenças significativas entre os anos (ANOVA,  $F = 3,88$ ;  $p < 0,0001$ ) (Figura 2). Entre os biótopos amostrados, houve predominância de indivíduos nas lagoas, o qual diferiu significativamente do rio e canal principal (ANOVA,  $F = 36,87$ ;  $p < 0,0001$ ), sendo estes similares entre si.

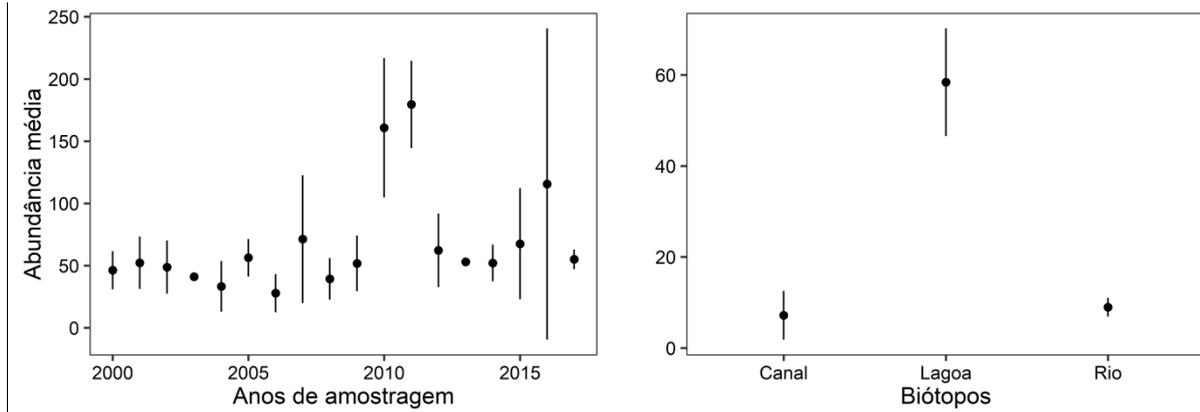


Figura 2. Abundância média  $\pm$  desvio-padrão de *Pterygoplichthys ambrosettii* amostrados em diferentes biótopos da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil, entre os anos de 2000 a 2017.

Oitenta e quatro pontos de ocorrência georreferenciados de *P. ambrosettii* foram registrados na bacia do alto rio Paraná (Figura 3). O *range* de distribuição fora de sua área nativa abrange uma grande extensão da bacia, com registros nos principais rios como Paranaíba, Mogi-Guaçu, Tietê, Paranapanema, Paraná e Piquiri (Figura 3).

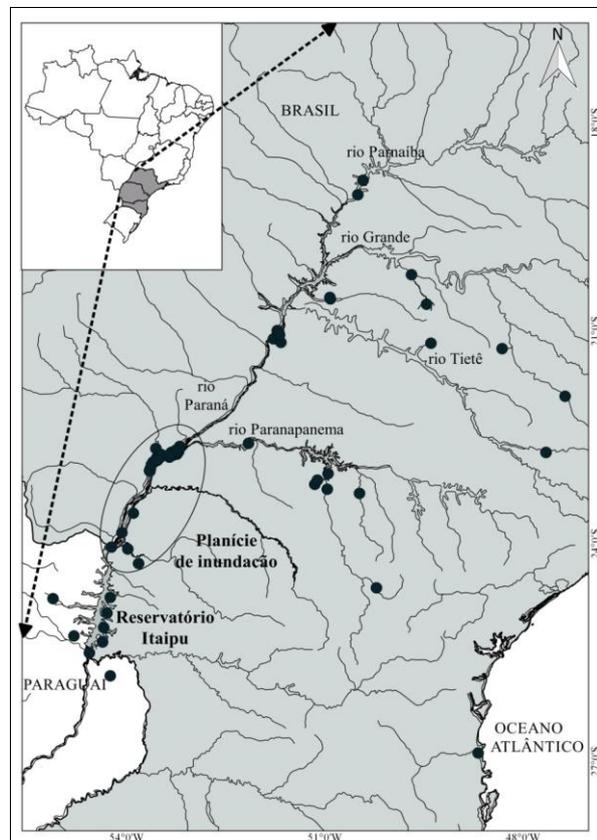


Figura 3. Distribuição não-nativa de *Pterygoplichthys ambrosettii* em toda a bacia do alto rio Paraná. Ocorrências representadas por pontos pretos.

O escore obtido para *P. ambrosettii* através da ferramenta de avaliação *FISK* foi de 29, considerado como alto risco de invasão (limiar >19). Todas as 49 questões foram respondidas, com fator de certeza de 87%. O valor médio de certeza nas respostas dadas às questões foi 3,7 para um máximo possível de 4 (muito certo). Dentre os possíveis setores a serem afetados em caso de estabelecimento da espécie, o ambiente, apresentou a maior probabilidade de ser impactado.

Os traços considerados como preditores de sucesso na invasão, e que estão presentes em *P. ambrosettii*, são descritos na tabela 1.

Tabela 1. Principais traços associados a invasão bem-sucedida, baseado em Moyle & Marchetti (2006), García-Berthou (2007) e Howeth et al. (2016), e que estão presentes em *Pterygoplichthys ambrosettii*, segundo literatura citada.

Traços	Referências
Alta tolerância fisiológica	Parente et al. (2017)
- Salinidade	*
- Diesel	Nogueira et al. (2013)
- Biodiesel	Nogueira et al. (2013); Felício et al (2015)
- Hipoxia	Cruz et al. (2009); Cruz et al. (2013); Petry et al. (2013); Maina (2018).
Morfologia externa	Weber (1992)
Cuidado parental	Cruz & Langeani (2000); Suzuki et al. (2004); Azzurro et al. (2014)
Dieta e habitat generalizado	Nico & Martin (2001); Hahn et al. (2004); Novakowski et al. (2008)
Rápida dispersão	Nobile et al. (2018)
História de estabelecimento bem-sucedido fora do alcance da região nativa da espécie	Nico & Martin (2001); Garcia et al. (2012, 2014); Sinha et al. (2010); Orfinger & Gooding (2018)
Tamanho corporal	Nico & Martin (2001); Suzuki et al. (2004)

\* evidências concretas somente para o gênero

## 2.5 DISCUSSÃO

Os resultados indicam que a ocorrência de *P. ambrosettii* foi registrada pela primeira vez somente em 1997, mesmo com a execução de programas de amostragens intensivas da ictiofauna desde 1983 no reservatório de Itaipu, e desde 1986 no trecho da planície do rio Paraná a montante do reservatório. A presença anterior de *P. ambrosettii* nos trechos do baixo rio Paraná e demais rios da bacia do Prata, e a ausência num trecho de pelo menos 230 km acima das antigas cachoeiras de Sete Quedas, indicam o caráter recente de sua presença no alto rio Paraná. A ocorrência de um indivíduo jovem no reservatório de Itaipu, em 1983 (segundo *SpeciesLink*), foi possivelmente um evento isolado, derivado provavelmente de soltura de aquarismo. Uma vez que a espécie apresenta rápida dispersão (Nico et al. 2009; Chaichana et al. 2013), uma possível disseminação teria sido detectada antes de 1997. Assim, o status de “introduzida” dessa espécie na bacia, portanto é confirmado, como relatado por outros autores (Graça & Pavanelli 2007; Garcia et al. 2012; 2014; Júlio Junior et al. 2009; Cavalli 2018; Nobile et al. 2018; Ota et al. 2018).

O fato da espécie não ter sido registrada por mais de uma década de amostragem no reservatório de Itaipu, em seus tributários, ou mesmo no trecho imediatamente acima, indicam ser pouco provável que a principal rota até o remanescente livre do rio Paraná tenha sido pelo acesso dado com a inundação da barreira dos Salto de Sete Quedas pelo reservatório de Itaipu, como mencionado por alguns autores (Graça & Pavanelli 2007; Cavalli et al. 2018; Ota et al. 2018).

Outra hipótese levantada era que *P. ambrosettii* havia alcançado a planície do alto rio Paraná após a construção do canal de transposição da barragem de Itaipu (canal da Piracema), uma passagem para peixes operada a partir de 2002, cinco anos após o primeiro registro no reservatório. Embora *P. ambrosettii* tenha sido registrada no canal por Makrakis et al. (2007), este fato sugere que possivelmente essa estrutura hidráulica tenha facilitado a subida dessa espécie, e inclusive pode estar relacionada ao aumento da sua abundância na planície a montante, mas não a sua introdução inicial.

De acordo com nossos resultados, o primeiro registro na planície de inundação foi em 2000, com capturas de adultos e juvenis, o que indica que a espécie estava em processo de estabelecimento neste período. Possivelmente, o primeiro propágulo tenha chegado a planície entre os anos de 1996 e 1999, quando houve interrupção das amostragens da ictiofauna nesta região. Os bancos de dados *online* indicam a ocorrência de um exemplar em 1997 no rio Arroio Guaçu, adjacente ao reservatório de Itaipu, cerca de 30 km a jusante da planície. Em 1998

consta os primeiros registros de dois espécimes na planície, sendo um na lagoa Genipapo, ilha de Porto Rico e a outra na foz do rio Paranapanema. A partir desse período a dispersão e estabelecimento foram aparentemente rápidos, e a ocorrência da espécie se tornou constante em todos os ambientes da planície, especialmente nos ambientes lênticos.

Este trecho da planície de inundação é considerado um remanescente de áreas úmidas, de extrema importância na conservação da biodiversidade aquática de água doce (Agostinho et al. 2004). Com extensão de 230 km, a área é limitada por barragens a sua montante e jusante, que dentre os diversos impactos causados por esses empreendimentos, está submetida a recorrentes introduções de espécies e homogeneização da fauna (Agostinho et al. 2008; Vitule et al. 2012; Azevedo-Santos et al. 2015). Além disso, este ambiente apresenta características de habitat e regime hidrológico muito similares a região nativa de *P. ambrosettii* (Agostinho et al. 2015), o que segundo Moyle & Marchetti (2006), diminui sua resistência ambiental e maximiza o sucesso de estabelecimento. De acordo com Ziober et al. (2007) e Júlio Júnior et al. (2009), esta espécie de loricarídeo foi considerada uma das mais importante na várzea do alto rio Paraná, principalmente pela sua biomassa.

As evidências apresentadas neste estudo não corroboram as duas principais suposições sobre os meios de introdução de *P. ambrosettii* na bacia do alto rio Paraná. Portanto, sugere-se aqui que as práticas de soltura relacionadas ao aquarismo e atividades de aquicultura presentes na bacia, podem ser a principal via de propágulo dessa espécie. A aquariofilia é um *hobby* crescente no Brasil, com uma enorme contribuição para a introdução de peixes ornamentais de aquário (Magalhães & Jacobi 2013; Magalhães & Vitule 2013). Essa prática representava a quase uma década 21% das introduções de peixes de água doce em todo o mundo (Gozlan et al. 2010; Strecker et al. 2011), porém, como importante via de bioinvasão aquática, ainda permanece mal documentada (Rixon et al. 2005; Raghavan et al. 2013; Howeth et al. 2016). Por outro lado, aquicultura de água doce geram retornos econômicos substanciais, desempenham um papel importante na produção global de alimentos e apoiam atividades recreativas com altos benefícios sociais (Ross et al. 2008; Britton & Orsi, 2012), no entanto, essa prática é responsável por cerca de 50% das introduções global de espécies (Gozlan et al. 2010).

A avaliação das áreas de distribuição da espécie para toda a bacia do alto rio Paraná, evidenciou que esta apresenta ampla dispersão. De maneira geral, os pontos de ocorrência estão situados nas bacias de grandes rios com Paranaíba, Mogi-Guaçu, Tietê, Paranapanema e Paraná, principalmente aqueles acometidos por impactos antrópicos, como represamentos, poluição urbana e pisciculturas. Além do sinergismo dessas condições com a invasão de espécies,

verifica-se que em grandes centros urbanos espécies não-nativas, originárias de todas as partes do mundo são vendidas prontamente, sem restrições para amadores do aquarismo (Azevedo-Santos et al. 2015; Magalhães et al. 2017). O resultado da comercialização de peixes exóticos, muitas vezes ilegal, é o despejo desses animais em áreas naturais de forma deliberada. A soltura de espécies de *Pterygoplichthys* é comum no mundo todo e está associada a seu rápido crescimento e agressividade nos aquários (Liang et al. 2006; Nico et al. 2012). No entanto, a falta de conhecimento sobre esta prática considerada comum pela população, tem causado impactos e prejuízos incalculáveis a biodiversidade aquática, pesca e economia de diversos países, que têm investido milhões de dólares em medidas de erradicação e controle desses peixes invasores (Duggan et al. 2006; Capps & Flecker 2013a; Magalhães et al. 2017, Orfinger et al. 2019).

O potencial de invasividade é uma função da probabilidade de que uma espécie exótica estabelecerá uma população permanente, adicionada a magnitude dos impactos causados após o estabelecimento (Orr 2003; Howeth et al. 2016). Em locais onde espécies do gênero *Pterygoplichthys* encontram-se estabelecidas, há uma tendência delas se tornarem abundantes e se dispersarem rapidamente (Nico et al. 2009; Chaichana et al. 2013), assim, avaliações de risco associados ao risco invasor das espécies não-nativas são cada vez mais utilizadas (Copp et al. 2016; Vilizzi et al. 2019). No caso de *P. ambrosettii*, essa avaliação ganha ainda mais sentido, por pertencer a um táxon com alto grau de invasividade e efeitos significativos sobre o ecossistema e a biodiversidade (Orfinger & Goodding 2018; Orfinger et al. 2019). Na América do Norte, as espécies de *Pterygoplichthys* têm sido objeto de grande parte das avaliações de risco de peixes ornamentais (Vilizzi et al. 2019). Na América do Sul, não há relatos dessas avaliações, nem o uso da ferramenta *Fish Invasiveness Screening Kit* (FISK) para o gênero em questão. Aplicado pela primeira vez para *P. ambrosettii* aqui neste estudo, foi obtido um score de 29, considerando-a assim com status de altamente invasiva. Esses resultados corroboram escores encontrados para esta espécie e seus congêneres *P. disjunctivus*, *P. multiradiatus* e *P. pardalis* no México, Sérvia e Estados Unidos (Simonović et al. 2010; Lawson et al. 2015; Mendoza et al. 2015; Hill et al. 2017; Vilizzi et al. 2019).

Diante dos inúmeros fatores intervenientes às invasões biológicas, uma questão importante é determinar as características robustas que podem favorecer o sucesso de invasão (Ruesink 2005; Howeth et al. 2016). As principais características que podem estar associadas ao alto risco de invasibilidade de *P. ambrosettii* estão relacionadas ao histórico de invasão em outras regiões e traços como, tamanho corporal (até 70 cm), versatilidade no uso do habitat, ocorrência tanto em ambientes lênticos como lóticos, alta tolerância ambiental (hipoxia, diesel

e biodiesel), potencial competição com espécies nativas, ausência de predadores naturais e habilidade de alterar a qualidade do habitat (alterando a ciclagem de nutrientes). Além disso, alguns estudos têm relatado a capacidade desses peixes viajarem por terra devida a alta capacidade de respirar ar pelo estômago (Garutti & Figueiredo-Garutti, 2000; Hoover 2004; Cruz et al. 2009; Cruz et al. 2013; Hussan et al. 2016; Hossain et al. 2018).

Os componentes bionômicos das espécies são provavelmente os principais indicadores de invasão, pois representam dimensões críticas do nicho ecológico das espécies e estão intimamente associados à dinâmica populacional e capacidade adaptativa (Larson & Olden 2010; Howeth et al. 2016). Segundo Moyle & Marchetti (2006), quanto mais caracteres preditores de invasão um peixe possui, maior a probabilidade de estabelecimento. De acordo com os dados levantados, ficou evidente que *P. ambrosettii* possui muitas dessas características, que associadas ao histórico de invasões bem-sucedida desta e de seus congêneres (Orfinger & Goodding 2018), denotam ampla plasticidade ambiental desses peixes e revelam a gravidade do problema ao se estabelecerem na área invadida.

Este estudo representa um passo importante nos caminhos percorridos por um loricarídeo invasor, que foi introduzido em diversas áreas da bacia do alto rio Paraná. Neste estudo, a partir da análise da cronologia de invasão de *P. ambrosettii* na planície de inundação, revelou-se que a ampla distribuição desta espécie extrapola os limites de dispersão impostos por barreiras (reservatórios) anteriores a 1997. Com isso fornece evidências de que as duas hipóteses mais aceitas sobre a principal via de dispersão de *P. ambrosettii* podem ser contestadas. Neste período, registros feitos concomitantemente em diferentes pontos da bacia, reforçam que a aquariofilia, aquicultura e outras intervenções humanas tiveram papel relevante nesse processo, por meio de solturas deliberadas ou não-intencionais.

Por fim, diante do exposto pode-se concluir que *P. ambrosettii* está mais que estabelecida, ela se encontra completamente dispersa por toda a bacia, com alto risco de invasibilidade e efeitos de magnitude ainda não mensuráveis sobre o ambiente e a biodiversidade aquática, uma vez que possui diversas características preditoras do sucesso de invasão. Como a tendência mundial é que as invasões biológicas aumentem ainda mais em função das atividades como a aquicultura, comércio global, construção de canais, água de lastro de navios, solturas por aquariofilia, libertações de pesca desportiva, entre outras (Gozlan et al. 2010), medidas que evitem a contaminação de outras bacias se fazem necessárias e urgentes. No caso das espécies introduzidas por aquariofilia, como as espécies de *Pterygoplichthys*, políticas de restrições de importação, exportação e venda, podem reduzir essa principal via de propágulo em ambientes não nativos. Ainda, informar e orientar a população receptora de

peixes ornamentais sobre boas práticas de descarte de peixes indesejados e os possíveis impactos decorrentes dessas ações podem prevenir futuras invasões.

## REFERÊNCIAS

- Agostinho AA, Pelicice FM, Gomes LC (2008) Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Braz J Biol* 68:1119–1132
- Agostinho AA, Suzuki HI, Fugi, R, Alves DC, Tonella LH, Espindola LA (2015) Ecological and life history traits of *Hemiodus orthonops* in the invasion process: looking for clues at home. *Hydrobiologia* 746(1):415–430
- Agostinho AA, Thomaz SM, Gomes LC (2004) Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Parana River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecohydrol Hydrobiol* 4:255–268
- Azevedo-Santos VM, Pelicice, FM, Lima-Junior DP, Magalhães, ALB, Orsi, ML, Vitule JRS, Agostinho AA (2015) How to avoid fish introductions in Brazil: education and information as alternatives. *Natureza & Conservação* 13(2):123–132
- Azzuro E, Tuset VM, Lombarte A, Maynou F, Simberloff D, Rodríguez-Pérez A, Solé RV (2014) External morphology explains the success of biological invasions. *Ecol Lett* 17: 1455–1463.
- Britton JR, Orsi ML (2012) Non-native fish in aquaculture and sport fishing in Brazil: economic benefits versus risks to fish diversity in the upper River Paraná Basin. *Rev Fish Biol Fisheries* 22:555.
- Capps KA, Flecker AS (2013a) Invasive aquarium fish transform ecosystem nutrient dynamics. *Proc R Soc B* 280:20131520
- Capps KA., Flecker AS (2013b) Invasive fishes generate biogeochemical hotspots in a nutrient-limited system. *PLoS One* 8(1):e54093
- Cassey P, García-Díaz P, Lockwood JL, Blackburn TM (2018) Invasion biology: searching for predictions and prevention and avoiding lost causes. In: Jeschke JM, Heger T (eds) *Invasion biology: Hypotheses and Evidence*, série 9. CABI, Boston, pp. 3–13
- Cavalli D, Frota A, Lira AD, Gubiani EA, Margarido VP, Graça WJD (2018) Update on the ichthyofauna of the Piquiri River basin, Paraná, Brazil: a conservation priority area. *Biota Neotrop* 18(2):1–14

- Chaichana R, Pouangcharean S, Yoonphand R (2013) Foraging effects of the invasive alien fish *Pterygoplichthys* on eggs and first-feeding fry of the native *Clarias macrocephalus* in Thailand. *Kasetsart Journal* 47:581–588
- Copp GH (2013) The Fish Invasiveness Screening Kit (FISK) for non-native freshwater fishes—a summary of current applications. *Risk Analysis* 33:1394–1396
- Copp GH, Templeton M, Gozlan RE (2007) Propagule pressure and the invasion risks of non-native freshwater fishes: a case study in England. *J Fish Biol* 71:148–159
- Copp GH, Vilizzi L, Mumford J, Fenwick GV, Godard MJ, Gozlan RE (2009) Calibration of FISK, an invasiveness screening tool for non-native freshwater fishes. *Risk Analysis* 29:457–467
- Copp GH, Vilizzi L, Tidbury H, Stebbing PD, Tarkan AS, Miossec L, Gouilletquer P (2016) Development of a generic decision-support tool for identifying potentially invasive aquatic taxa: AS-ISK. *Manag Biol Invasion* 7(4):343–350
- Cruz AL, Langeani F (2000) Comportamento reprodutivo do cascudo *Liposarcus anisitsi* (Eigenmann & Kennedy, 1903) (Ostariophysi: Loricariidae: Hypostominae) em cativeiro. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia* 13, 109–115
- Cruz AL, Pedretti ACE, Fernandes MN (2009) Stereological Estimation of the Surface Area and Oxygen Diffusing Capacity of the Respiratory Stomach of the Air-breathing Armored Catfish *Pterygoplichthys anisitsi* (Teleostei: Loricariidae). *J Morphol* 270:601–614
- Cruz AL, Silva HR, Lundstedt LM, Schwantes AR, Moraes G, Klein W, Fernandes MN (2013) Air-breathing behavior and physiological responses to hypoxia and air exposure in the air-breathing loricariid fish, *Pterygoplichthys anisitsi*. *Fish Physiol Biochem* 39:243–256
- Duggan IC, Rixon CA, MacIsaac HJ (2006) Popularity and propagule pressure: determinants of introduction and establishment of aquarium fish. *Biol Invasions* 8(2): 377–382
- Erwin KL (2009) Wetlands and global climate change: the role of wetland restoration in a changing world. *Wetl Ecol Manag* 17(1):71–84
- Felício AA, Parente TEM, Maschio LR, Nogueira L, Venancio LPR, de Freitas RM, Schlenk D, de Almeida EA (2015) Biochemical responses, morphometrics, changes, genotoxic effects and CYP1A expression in the armored catfish *Pterygoplichthys anisitsi* after 15 days of exposure to mineral diesel and biodiesel. *Ecotox Environ Safe* 115:26–32

- Garcia DAZ, Almeida FS, Silva e Souza AT, Britton JR, Orsi ML (2014) Invasion characteristics of *Pterygoplichthys ambrosettii* (Holmberg, 1893) in the lower Paranapanema River, Brazil. *J Appl Ichthyol* 30:1041–1044
- Garcia DAZ, Britton JR, Vidotto-Magnoni AP, Orsi ML (2018) Introductions of non-native fishes into a heavily modified river: rates, patterns and management issues in the Paranapanema River (Upper Paraná ecoregion, Brazil). *Biol Invasions* 20(5):1229–1241.
- Garcia DAZ, Casimiro ACR, Orsi ML (2012) Introduction of the armored catfish, *Pterygoplichthys ambrosettii* (Holmberg, 1893), in a large effluent of the Upper Parana River Basin. *J Appl Ichthyol* 28:138–139
- García-Berthou E (2007) The characteristics of invasive fishes: what has been learned so far? *J Fish Biol* 71 (Supplement D):33–55
- Garutti V, Figueiredo-Garutti ML (2000). Lateral migration of *Liposarcus anisitsi* (Siluriformes, Loricariidae) in the Preto River, Alto Paraná Basin, Brazil. *Dieringia Serie Zoologia*, 88:25-32.
- Gozlan RE, Britton JR, Cowx IG, Copp GH (2010) Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *J Fish Biol* 76:751–786
- Graça WJ, Pavanelli CS (2007) Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. EDUEM, Maringá
- Hahn NS, Fugi R, Andrian IF (2004) Trophic ecology of the fish assemblages. In: Thomaz SM, Agostinho AA Hahn NS (eds) *The upper Paraná river and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden, pp 247–259
- Hill JE, Tuckett QM, Hardin S, Lawson Jr LL, Lawson KM, Ritch JL, Partridge L (2017) Risk screen of freshwater tropical ornamental fishes for the conterminous united states. *Trans Am Fish Soc* 146:927–938
- Hoover JJ, Jack KK, Cofrancesco AF (2004) Suckermouth catfishes: threats to aquatic ecosystems of the United States? *Aquatic Nuisance Species Research Program* 4: 1–14
- Hossain M, Vadas R, Ruiz-Carus, R, Galib SM (2018) Amazon sailfin catfish *Pterygoplichthys pardalis* (Loricariidae) in Bangladesh: a critical review of its invasive threat to native and endemic aquatic species. *Fishes* 3(14):1–12

- Howeth JG, Gantz CA, Angermeier PL, Frimpong EA, Hoff MH, Keller RP, Mandrak NE, Marchetti MP, Olden JD, Romagosa CM, Lodge DM (2016) Predicting invasiveness of species in trade: climate match, trophic guild and fecundity influence establishment and impact of non-native freshwater fishes. *Divers Distrib* 22:148–160
- Hussan A, Choudhury TG, Das A, Gita S (2016) Suckermouth Sailfin Catfishes: A future threat to aquatic ecosystems of India. *Aquaculture Times* 2(6):20–22
- Júlio Júnior HF, Tós CD, Agostinho AA, Pavanelli CS (2009) A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the upper rio Paraná basin. *Neotrop ichthyol* 7:709–718
- Langeani F, Castro RMC, Oyakawa OT, Shibatta OA, Pavanelli C.S, Casatti L (2007) Diversidade da ictiofauna do alto rio Paraná: composição atual e perspectivas futuras. *Biota Neotrop* 7:1–17
- Larson ER, Olden JD, Usio N (2010) Decoupled conservatism of Grinnellian and Eltonian niches in an invasive arthropod. *Ecosphere* 1(6):1–13.
- Lawson Jr LL, Hill JE, Hardi S, Vilizzi L, Copp GH (2015) Evaluation of the Fish Invasiveness Screening Kit (FISK v2) for peninsular Florida. *Manag Biol Invasion* 6:413–422
- Liang SH, Chuang LC, Chang MH (2006) The pet trade as a source of invasive fish in Taiwan. *Taiwania* 51(2):93–98
- Lowe-McConnell RH (1969) Speciation in tropical freshwater fishes. *Biol J Linnean Soc* 1, 51–75.
- Mack RN, Simberloff, D, Lonsdale MW, Evans H, Clout M, Bazzaz FA (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol Appl* 10(3):689–710
- Magalhães AL, Jacobi CM (2013) Asian aquarium fishes in a Neotropical biodiversity hotspot: impeding establishment, spread and impacts. *Biol Invasions* 15(10):2157–2163
- Magalhães AL, Orsi ML, Pelicice FM, Azevedo-Santos VM, Vitule JRP, Lima-Junior D, Brito MF (2017) Small size today, aquarium dumping tomorrow: sales of juvenile non-native large fish as an important threat in Brazil. *Neotrop Ichthyol* 15(4):e170033
- Magalhães ALB, Vitule JRS (2013) Aquarium industry threatens biodiversity. *Science* 341(6145):457–457

- Maina JN (2018) Functional morphology of the respiratory organs of the air-breathing fish with particular emphasis on the African catfishes, *Clarias mossambicus* and *C. gariepinus*. *Acta Histochem* 120(7):613–622
- Makrakis S, Gomes LC, Makrakis MC, Fernandez DR, Pavanelli CS (2007) The canal da Piracema at Itaipu dam as fish pass system. *Neotrop Ichthyol* 5:185–195
- Mendoza-Alfaro RE, Cudmore B, Orr R., Balderas SC, Courtenay WR, Osorio PK, Mandrak N, Torres PA, Damian MA, Gallardo CE, Sanguines AG, Greene G, Lee D, Orbe-Mendoza A, Martinez CR, Arana OS (2009) Armored Catfish (Loricariidae). *Trinational Risk Assessment*. In: *Trinational Risk Assessment Guidelines for Aquatic Alien Invasive Species*, 393 p.
- Mendoza RS, Luna S, Aguilera C (2015) Risk assessment of the ornamental fish trade in Mexico: analysis of freshwater species and effectiveness of the FISK (Fish Invasiveness Screening Kit). *Biol Invasions*.
- Moyle PB, Marchetti MP (2006) Predicting invasion success: freshwater fishes in California as a model. *Bioscience* 56:515–524
- Nico LG, Butt PL, Johnston GR, Jelks HL, Kail M, Walsh SJ (2012) Discovery of South American suckermouth armored catfishes (Loricariidae, *Pterygoplichthys* spp.) in the Santa Fe River drainage, Suwannee River basin, USA. *Bioinvasions Rec* 1:179–200
- Nico LG, Loftus WF, Reid JP (2009) Interactions between non-native armored suckermouth catfish (Loricariidae: *Pterygoplichthys*) and native Florida manatee (*Trichechus manatus latirostris*) in artesian springs. *Aquat Invasions* 4(3):511–519
- Nico LG, Martin RT (2001) The South American suckermouth armored catfish, *Pterygoplichthys anisitsi* (Pisces: Loricariidae), in Texas, with comments on foreign fish introductions in the American Southwest. *Southwest Nat* 46(1):98–104
- Nobile AB, Lima FP, Freitas-Souza D, Queiroz J, Garcia DAZ, Orsi ML, Vidotto-Magnoni AP (2018) Distribution of non-native suckermouth armoured catfish *Pterygoplichthys ambrosettii* in the upper Paraná River basin, Brazil. *J Fish Biol* 92:1198–1206
- Nogueira L, Silva DGH, Oliveira TYK, Rosa JMC, Felícia AA, Almeida EA (2013) Biochemical responses in armored catfish (*Pterygoplichthys anisitsi*) after short-term exposure to diesel oil, pure biodiesel and biodiesel blends. *Chemosphere* 93:311–319
- Novakowiski GC, Hahn NS, Fugi R (2008) Diet seasonality and food overlap of the fish assemblage in a pantanal pond. *Neotrop Ichthyol* 6(4):567–576

- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, ... Wagner H. (2018). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Orfinger AB, Gooding DD (2018) The global invasion of the suckermouth armored catfish genus *Pterygoplichthys* (Siluriformes: Loricariidae): annotated list of species, distributional summary, and assessment of impacts. *Zool Stud* 57:1–16
- Orfinger, AB., Lai, QT, Chabot, RM 2019 Effects of Nonnative Fishes on Commercial Seine Fisheries: Evidence from a Long-Term Data Set. *Water* 11.6:1165
- Orr R (2003) Generic nonindigenous aquatic organisms risk analysis review process. In: Ruiz GM, Carlton JT (eds) *Invasive species: vectors and management strategies*. Island Press, Washington, D.C., pp 415–431
- Ota RR, Deprá GDC, Graça WJ, Pavanelli, CS (2018) Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes: revised, annotated and updated. *Neotrop Ichthyol* 16(2): e170094
- Parente TE, Moreira DA, Magalhães MGP, Andrade PCC, Furtado C, Haas BJ, Stegeman JJ, Hahn ME (2017) The liver transcriptome of suckermouth armoured catfish (*Pterygoplichthys anisitsi*, Loricariidae): Identification of expansions in defensible gene families. *Mar Pollut Bull* 115(1–2):352–361
- Petry, AC, Abujanra F, Gomes LC, Julio Jr HF, Agostinho AA (2013) Effects of the interannual variations in the flood pulse mediated by hypoxia tolerance: the case of the fish assemblages in the upper Paraná River floodplain. *Neotrop Ichthyol* 11(2):413–424
- QGIS Development Team (2016) QGIS Geographic Information System. Open Source Version 3.16.3. User Guide. Open Source Geospatial Foundation Project: Grut, Switzerland, 2019. Disponível em: <https://qgis.org/en/site/>. Acesso em 16 de fevereiro 2019.
- R Development Core Team. (2018) *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing
- Raghavan R, Dahanukar N, Tlusty MF, Rhyne AL, Kumar KK, Molur S, Rosser AM (2013) Uncovering an obscure trade: threatened freshwater fishes and the aquarium pet markets. *Biol Cons* 164:158–169
- Rixon CA, Duggan IC, Bergeron NM, Ricciardi A, Macisaac HJ (2005) Invasion risks posed by the aquarium trade and live fish markets on the Laurentian Great Lakes. *Biodivers Conserv* 14(6):1365–1381

- Ross LG, Martinez Palacios CA, Morales EJ (2008) Developing native fish species for aquaculture: the interacting demands of biodiversity, sustainable aquaculture and livelihoods. *Aquac Res* 39:675–683
- Ruesink JL (2005) Global analysis of factors affecting the outcome of freshwater fish introductions. *Conserv Biol* 19:1883–1893
- Sakai AK, Allendorf FW, Holt JS, Lodge DM, Molofsky J, With KA, McCauley DE (2001). The population biology of invasive species. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 32(1):305–332
- Sala OE et al. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770–1774
- Seehausen O, Wagner CE (2014) Speciation in freshwater fishes. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 45:621–651
- Simberloff, D, Martin JL, Genovesi P, Maris V, Wardle DA, Aronson J, Pyšek P (2013) Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends Ecol Evol* 28(1):58–66
- Simonović P, Nikolić V, Grujić, S (2010) Amazon sailfin catfish *Pterygoplichthys pardalis* (Castellnau, 1855) (Loricariidae, Siluriformes), a new fish species recorded in the Serbian section of the Danube River. *Biotechnol Biotechnol Equip* 24:655–660
- Sinha RK, Sarkar U, Lakra WS (2010) First record of the southern sailfin catfish, *Pterygoplichthys anisitsi* Eigenmann & Kennedy, 1903 (Teleostei: Loricariidae), in India. *J Appl Ichthyol* 26:606–608
- Strecker AL, Campbell PM., Olden JD (2011) The aquarium trade as an invasion pathway in the Pacific Northwest. *Fisheries* 36(2):74–85
- Suzuki HI, Vazzoler AEAM, Marques EE, Perez-Lizama MA, Inada P (2004) Reproductive ecology of the fish assemblages. In: Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn NS (eds) *The upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden, pp 271–292
- IUCN (2000). Species Survival Commission World Conservation Union. IUCN red list of threatened species.
- Vitule JRS, Skóra F, Abilhoa, V (2012) Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Divers Distrib* 18(2):111–120

Vilizzi L, Copp GH, Adamovich B, Almeida D, Chan J, Davison PI, Hill JE (2019) A global review and meta-analysis of applications of the freshwater Fish Invasiveness Screening Kit. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 1-40.

Weber C (1992) Revision du genre *Pterygoplichthys* sensu lato (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). *Revue Francaise d'Aquariologie* 19:1–36

Weber C (2003) Subfamily Hypostominae (armored catfishes). In: Reis RE, Kullander SO Ferraris Jr, CJ (eds.) *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America*. EDIPUCRS, Porto Alegre, xi + 729 pp

Ziober SR, Bialetzki A, Gomes LC, Kipper D (2007) The importance of a marginal lagoon as a fish nursery in the upper Paraná River floodplain. *Acta Limnol Bras* 19(4):369–381

### 3 RELAÇÃO DOS TRAÇOS DE HISTÓRIA DE VIDA COM A INVASÃO E ESTABELECIMENTO DE *Pterygoplichthys ambrosettii* (Holmberg, 1893), EM UMA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO

#### RESUMO

*Pterygoplichthys* têm sido protagonistas global de invasões bem-sucedidas, entre eles *P. ambrosettii*. Considerando que as características da história de vida possuem alto poder preditivo de invasão, este estudo pretende avaliar a história de vida de *P. ambrosettii* e as relações com a sua invasão e estabelecimento na planície de inundação do alto rio Paraná, baseado em um ciclo anual de amostragem padronizada, entre setembro-2015 e agosto-2016. Um consistente indicador de estabelecimento foi a captura de juvenis e adultos (tamanho padrão entre 1,7-41,7 cm). A proporção sexual total foi 1:1, porém houve variação entre os meses. O período reprodutivo ocorreu entre setembro e janeiro, corroborado pelo índice gonadossomático (GSI) ( $>4$ ) e estádios gonadais, e esteve relacionado com a precipitação. A condição corporal foi menor neste período. Ovários globulares e saculares, com evidente assimetria foi observada. Esta espécie possui oócitos grandes (3,47 mm), e nas fêmeas aptas à reprodução, duas classes de tamanho dos oócitos foram observadas, sugerindo desova total. A fecundidade máxima foi de 2872 oócitos, com fecundidade relativa de 3,15 oócitos/g. O tamanho de primeira maturação (L100) foi estimado em 21,9 cm para as fêmeas e 24,2 cm para os machos. Não foi possível estimar o L50 devido a ausência de indivíduos na classe de transição entre L50-L100. *Pterygoplichthys ambrosettii* apresenta maior similaridade de história de vida com *Hypostomus ternetzi* e *Megalancistrus aculeatus*, outros loricarídeos que ocorrem na bacia. Das táticas reprodutivas apresentadas, o tamanho de primeira maturação, cuidado parental e fecundidade moderada são considerados bons preditores de estabelecimento e da capacidade de se tornar abundante. Espécies estrategistas de equilíbrio, como *P. ambrosettii*, têm mostrado maiores taxas de invasão, além de serem competitivamente dominante nos ambientes que ocorrem. Assim, abordagens sobre biologia básica de espécies não-nativas, pode ser crucial para a gestão de populações estabelecidas, bem como na prevenção de novas invasões.

**Palavras-chave:** Estratégia reprodutiva; Invasão biológica; Cuidado parental; Fecundidade; Rio Paraná.

### 3 THE RELATIONSHIP OF LIFE HISTORY TRAITS WITH THE INVASION AND ESTABLISHMENT OF *Pterygoplichthys ambrosettii* (Holmberg, 1893) IN THE UPPER RIO PARANÁ BASIN

#### ABSTRACT

*Pterygoplichthys* have been the global protagonist of successful invasions, including *P. ambrosettii*. Considering that the characteristics of life history have a high predictive power of invasion, this study aims to evaluate the life history of *P. ambrosettii* and the relationships with its invasion and establishment in the upper Paraná River floodplain, based on an annual cycle standardized sampling between September 2015 and August 2016. A consistent indicator of establishment was juvenile and adult capture (standard size between 1.7-41.7 cm). The total sex ratio was 1: 1, but there was variation between months. Reproductive period occurred between September and January, corroborated by the gonadosomatic index (GSI) ( $> 4$ ) and gonadal stages, and was related to precipitation. Body condition was lower during this period. Saccular ovaries with evident asymmetry were observed. This species has large oocytes (3.47 mm), and in females capable of reproduction, two classes of oocyte size were observed, suggesting total spawning. Maximum fecundity was 2872 oocytes, with a relative fecundity of 3.15 oocytes/g. First maturation size (L100) was estimated at 21.9 cm for females and 24.2 cm for males. It was not possible to estimate L50 due to the absence of individuals in the transition class between L50-L100. *Pterygoplichthys ambrosettii* has a greater similarity in life history with *Hypostomus ternetzi* and *Megalancistrus aculeatus*, other lorocarids that occur in the basin. From the reproductive tactics presented, the size of first maturation, parental care and moderate fecundity are considered good predictors of establishment and the ability to become abundant. Strategic equilibrium species, such as *P. ambrosettii*, have shown higher invasion rates as well as being competitively dominant in the environments that occur. Thus, approaches to basic biology of non-native species can be crucial for managing settled populations as well as preventing further invasions.

**Keywords:** Reproductive strategy; Biological invasion; Parental care; Fecundity; River Paraná.

### 3.1 INTRODUÇÃO

Os loricarídeos do gênero *Pterygoplichthys*, nativos de algumas regiões da América do Sul, têm sido protagonistas globais de invasões bem-sucedidas (Orfinger e Goodding, 2018). Esses peixes têm alcançado rapidamente largas escalas espaciais devido ao comércio de aquarofilia, visto que são espécies muito populares para essa finalidade. Mesmo sendo um gênero nativo de regiões tropicais e subtropicais, a alta plasticidade ambiental possibilitou sua invasão em diversas regiões ao redor do mundo, tornando essas espécies um importante componente das comunidades aquáticas em termos de número de indivíduos e biomassa de peixes (Hoover et al., 2004; Hussan et al., 2016). Relatos indicam sua ocorrência em Porto Rico, Estados Unidos (Texas e Flórida), México, Taiwan, Filipinas, Malásia, Vietnã, Java e Austrália, Bangladesh, Turquia, Polônia, Itália e China (Bunkled-Williams et al., 1994; Guzmán e Barragán, 1997; Fuller et al., 1999; Liang et al., 2005, 2006; Chávez et al., 2006; Mendoza et al., 2007; Ozdilek, 2007; Capps, 2008; Gibbs et al., 2008; Samat et al., 2008; Levin et al., 2008; Hossain et al., 2008; Keszka et al., 2008; Wakida-Kusonoki et al., 2008; Piazzini et al., 2010; Capps et al., 2011; Rueda-Jasso, et al., 2013; Samat et al., 2016; Wei et al., 2017; Gusakov et al., 2018).

As invasões biológicas representam um processo em múltiplos estágios, onde uma espécie precisa passar com sucesso por cada um deles, desde o transporte, introdução, estabelecimento e dispersão (Allendorf e Lundquist, 2003; Moyle e Marchetti, 2006; Cassey et al., 2018). Em cada fase, aspectos da fisiologia, morfologia, história de vida e características comportamentais podem promover ou impedir o sucesso de invasão (Kolar e Lodge, 2001; Sakai et al., 2001). Embora a chegada ao novo ambiente seja uma fase crucial, o que realmente define se uma espécie se estabelecerá e se tornará uma ameaça para a comunidade nativa é a sua habilidade de se reproduzir. Dessa forma, a fase de estabelecimento é determinada pelo sucesso reprodutivo da espécie introduzida no novo habitat (Alpert, 2006).

A reprodução representa um dos eventos mais importantes da biologia de uma espécie, pois o recrutamento e, por conseguinte, a perpetuação da linhagem dependem desse processo (Balon, 1984). Assim, entender as táticas e estratégias reprodutivas, bem como as condições bióticas e abióticas que influenciam neste processo, é imprescindível para o conhecimento de uma determinada espécie (Vazzoler, 1996), e na compreensão do seu papel como nova integrante de um sistema. Neste aspecto, o estudo das características da história de vida fornece informações valiosas, pois possuem alto poder preditivo no desenvolvimento futuro da população e dos atributos que facilitam a sua invasão (Sakai et al., 2001; Olden et al., 2006;

Garcia-Berthou, 2007; Howeth et al., 2016; Nordheimer e Jeschke, 2018). Segundo Winemiller e Rose (1992), alguns caracteres como, tamanho corporal, idade e tamanho de primeira maturação, maior fecundidade e alta taxa de sobrevivência dos juvenis, podem favorecer o sucesso reprodutivo em locais invadidos.

*Pterygoplichthys ambrosettii*, conhecida anteriormente também como *Pterygoplichthys anisitsi*, *Liposarcus anisitsi* ou *L. ambrosettii*, é nativa das bacias dos rios Paraguai, médio e baixo Paraná, Bermejo e Uruguai (Weber, 2003) e foi introduzida na parte superior do rio Paraná, possivelmente por meio do aquarismo (Garcia et al., 2012; Silva, em preparação). Neste ambiente se apresenta completamente estabelecida, reproduzindo-se ativamente, com ocorrência de adultos e juvenis em diferentes tipos de ambientes (Garcia et al., 2012, 2014; Nobile et al., 2018). Embora, alguns estudos tenham sido realizados sobre a história de vida de seus congêneres invasores em outras regiões do mundo, pouco se conhece sobre os aspectos reprodutivos de *P. ambrosettii* em sua área não-nativa. De acordo com Lienart et al. (2013), para gerenciar populações não-nativas de *Pterygoplichthys* e mitigar seus efeitos nos sistemas invadidos, é importante obter informações básicas sobre o comportamento reprodutivo. Assim, o conhecimento dos traços da história de vida desses loricarídeos é essencial para entender suas estratégias de desenvolvimento e identificar possíveis características vantajosas para o sucesso de seu estabelecimento (Jumawan e Herrera, 2014), bem como, na interação com os demais loricarídeos que co-ocorrem. Deste modo, este estudo teve por objetivo compreender a história de vida de *P. ambrosettii* e suas relações com a sua invasão e estabelecimento na planície de inundação do alto rio Paraná. Especificamente buscou-se: (1) determinar as proporções individuais por sexo e classes de tamanho; (2) identificar o período reprodutivo e suas relações com as variáveis abióticas; (3) definir o tipo de desova; (4) analisar a fecundidade e o tamanho de primeira maturação; e (5) comparar os traços da sua história de vida com os loricarídeos que compartilham o mesmo ambiente.

## 3.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 3.2.1 Área de estudo

Os peixes foram coletados mensalmente entre setembro de 2015 e agosto de 2016, na lagoa dos Patos, localizada a margem esquerda do rio Ivinheima, planície de inundação do alto rio Paraná, MS, Brasil (22°49'22"S; 53°33'10"O) (Fig. 1). Este trecho da planície do rio Paraná é caracterizado por possuir uma ampla heterogeneidade ambiental, com diferentes graus de conectividade entre rios, canais e lagoa, promovida por pulsos de inundação (Souza Filho, 2009;

Junk et al., 1989, 2014). O período de águas altas coincide com o período reprodutivo (outubro a março) para a maioria dos peixes nestes ambientes (Vazzoler, 1996) (APÊNDICE A- Fig. A.1).

*Pterygoplichthys ambrosettii* ocorre em diversos ambientes da planície, porém a lagoa dos Patos abriga a maior população desta espécie invasora (dados de longo prazo entre 2000-2017), fornecidos pelo Peld/Nupélia (Pesquisas Ecológicas de Longa Duração/UEM) (Figura 1). Considerada uma das maiores lagoas da região, possui uma área aproximada de 113,8ha, com conexão permanente com o rio Ivinheima. Este ambiente também é caracterizado por apresentar baixas concentrações de oxigênio, especialmente nos períodos de cheia (Petry et al., 2013), condição essa bem suportada por *P. ambrosettii* (Cruz et al., 2009).

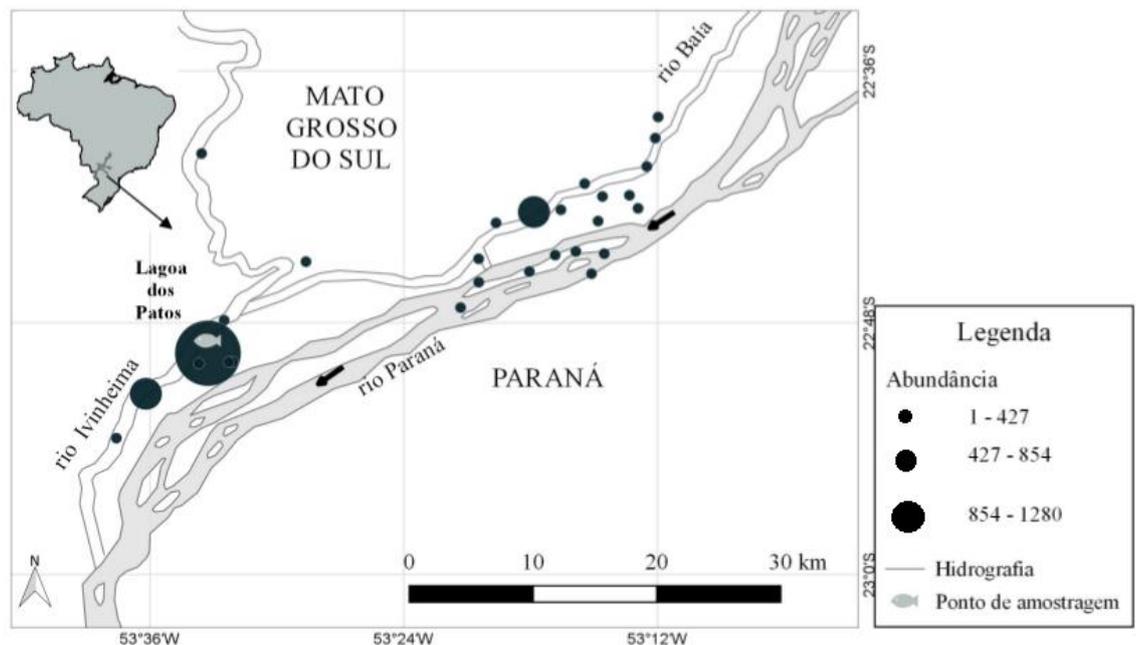


Fig. 1. Localização da área de estudo, lagoa dos Patos, Planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil. Pontos pretos indicam locais onde *P. ambrosettii* ocorre; o tamanho representa a abundância total encontrada ao longo de 17 anos (2000-2017) de amostragem (Peld/Nupélia).

### 3.2.2 Métodos de amostragem

Para a captura, foram utilizadas redes de emalhar de diferentes tamanhos (7, 8, 10, 12 e 14 cm entre nós), peneirão e arrastos. As redes ficaram expostas por 24 h, com a despesca realizada a cada 8 h. O peneirão (dimensões de 1,5 m x 1,0 m; malhagem = 0,5 mm), foi utilizado para amostrar juvenis de peixes abrigados na vegetação aquática flutuante. Por três

vezes consecutivas, este aparato foi submerso abaixo da vegetação e rapidamente retirado para verificação das capturas (Nakatani et al., 2001). Os peixes capturados foram imediatamente anestesiados com uma solução de 5% de benzocaína, e em seguida eutanasiados.

Concomitante com a amostragem dos peixes, as seguintes variáveis abióticas foram medidas: temperatura da água (°C), oxigênio dissolvido (mg/L), pH e condutividade elétrica ( $\mu\text{S}/\text{cm}^{-1}$ ), por meio de aparelhos digitais e portáteis. As variáveis hidrológicas como nível de água (m), vazão ( $\text{m}^3$ ) e precipitação (mm) foram fornecidas pela Itaipu Binacional, sendo os dados obtidos na Estação Hidrometeorológica Ivinheima.

Após a captura, os peixes foram transportados para um laboratório de campo, onde foram obtidos de cada exemplar os comprimentos total e padrão (cm), utilizando ictiômetro, e o peso total (g), por meio de balança analítica (precisão de 0,01g). Em seguida, uma incisão ventral foi realizada para retirada das gônadas e determinação dos estádios gonadais e sexo dos indivíduos. As gônadas foram removidas, pesadas a fresco (g), com precisão de 0,01 g, e fixadas em formol a 10%. Os estádios gonadais foram determinadas utilizando a terminologia proposta por Vazzoler (1996); imaturo (IMAT), maturação (MAT), apto à reprodução (MAD) e recuperação (REC).

Este estudo foi conduzido de acordo com protocolos e aspectos éticos e metodológicos para o uso de peixes pelo Comitê de Ética em Uso de Animais. Todos os procedimentos foram aprovados pelo comitê de Ética e Experimentação Animal (CEUA) da Universidade Estadual de Maringá, sob protocolo N° 8049241016.

### 3.2.3 Análise dos dados

Um teste de Qui-quadrado ( $\chi^2$ ) foi aplicado para verificar diferenças na proporção sexual total (fêmeas e machos), bem como sua variação mensal e entre classes de tamanho (comprimento padrão - CP).

O fator de condição (K) foi calculado usando a equação  $K = Wc/Lt^b$ , onde  $Wc = Wt$  (peso corporal) -  $Wg$  (peso da gônada),  $Lt$  (comprimento total) e o  $b =$  coeficiente angular, obtido pela de regressão entre  $Wt/Lt$ . Uma análise de covariância (ANCOVA) atestou que não houve diferenças nos valores de K entre machos e fêmeas ( $p = 0,47$ ), assim os resultados foram descritos em relação ao fator de condição total. Uma análise de variância (ANOVA one-way) foi utilizada para verificar diferenças significativas no fator de condição entre os meses amostrados.

Para cada espécime, foi calculado o índice gonadosomático ( $GSI = (\text{massa da gônada}/\text{massa corporal}) \times 100$ ), que juntamente com os estádios gonadais, foi utilizado para identificar a atividade reprodutiva dos peixes (Vazzoler, 1996). A avaliação da maturidade e estações reprodutivas foi baseada nos valores mensais do GSI de peixes reprodutivamente maduros. Os GSIs calculados foram comparados sazonalmente, através de uma análise de variância (ANOVA one-way). Quando significativa as diferenças entre os meses, o teste *a posteriori* de Tukey foi utilizado.

Uma análise de componentes principais (PCA) foi utilizada para sumarizar as variáveis abióticas (temperatura da água, concentração de oxigênio dissolvido, pH, condutividade elétrica, precipitação, nível e vazão hidrológica). Para este fim, todas as variáveis (exceto pH) foram log-transformadas. Os eixos com autovalores maiores que 1 foram retidos para interpretação, de acordo com o critério de Kaiser-Guttman (Jackson, 1993). Em seguida, os eixos interpretados foram correlacionados com os valores de GSI através de uma correlação de Spearman, a fim de identificar as variáveis que podem exercer influência sobre o ciclo reprodutivo de *P. ambrosettii*.

Para as estimativas do diâmetro e número de oócitos, foi realizada uma sub-amostragem aleatória das gônadas em estágio de maturação e maduro (10 gônadas de cada). Um segmento cortado longitudinalmente de um dos ovários (cerca de 10% do peso da gônada) foi removido, pesado e todos os oócitos foram contados e medidos. O número total de oócitos foi extrapolado para o par de ovários. O diâmetro do oócito foi medido utilizando estereoscópio (Olympus SZ61) com câmera digital acoplada (Opticam LOPT 18003, 18 megapixels), conectada a um software computacional OPHTD 3.7 (Opticam Microscopy Technology), onde as medições foram realizadas com precisão de 0,01 mm. A fecundidade em lote (FL) foi estimada como o número de oócitos na maior classe de tamanho, assumida como um lote pronto para desova. As menores classes de tamanhos são oócitos que permanecerão nos ovários e irão constituir a base para o próximo período reprodutivo (Vazzoler, 1996; Suzuki et al., 2000).

Para fecundidade máxima foi considerado o maior número de oócitos maduros, com base nas dez fêmeas com os maiores valores de GSI. A fecundidade relativa (número de oócitos maduros/peso corporal) foi estimada a partir das médias ajustadas da ANCOVA (Snedecor e Cochran, 1989), onde o número de oócitos maduros foi considerado a variável dependente, o peso das fêmeas ( $W_t$ ) a covariável, ambas log-transformadas e os meses como fator categórico. Este procedimento permite comparações dos dados entre espécies, independentes do tamanho do corporal.

O comprimento mínimo de primeira maturação foi estimado através da análise de regressão logística. Foram consideradas sexualmente não-ativa as gônadas imaturas (= 0) e sexualmente ativas as gônadas nos estágios MAT, MAD e REC (=1). Desta forma, para a análise de regressão a frequência de indivíduos (0 e 1) foi utilizada como variável resposta e o comprimento padrão como variável explicativa (Roa et al., 1999). A média estimada do comprimento padrão de primeira maturação (L50) indica o tamanho em que 50% dos peixes são maduros e L100 indica o tamanho em que todos os peixes são maduros (Vazzoler, 1996). As estimativas do L50, L100 e seus intervalos de confiança (IC;  $p < 0,05$ ) foram realizados por meio da função *glm*, com a família de distribuição *binomial* do pacote MASS (Venables e Ripley, 2002) no software R.

Os traços reprodutivos de *P. ambrosettii* obtidos neste estudo foram comparados com os dados de seis espécies co-ocorrentes de loricarídeos da planície de inundação do alto rio Paraná, reportados em Suzuki et al. (2000), a fim de identificar qualitativamente possíveis similaridades nos traços reprodutivos e vantagens adaptativas que possibilitaram o sucesso no estabelecimento desta espécie no ambiente estudado.

Todas as ilustrações gráficas e análises estatísticas (ANCOVA, ANOVA, PCA, GLM) foram realizadas no software R versão 1.1.463 (R Core Team, 2018), através dos pacotes *vegan* e *stats*, considerando o nível de  $p < 0,05$  como valor de significância estatística. Os gráficos foram construídos com o pacote “ggplot2” (Wickham, 2016).

### 3.3 RESULTADOS

Foram capturados 562 espécimes, com comprimento padrão variando de 1,7 a 41,7 cm (média de  $28,4 \pm 4,08$ ) e comprimento total de 2,2 a 50,2 cm (média de  $35,5 \pm 6,65$ ). *Pterygoplichthys ambrosettii* foi abundante em todos os meses do ano, exceto em dezembro, onde nenhum indivíduo foi capturado (Fig. 2A). Do total amostrado 283 foram machos, 266 fêmeas e 13 jovens com sexo não identificado. O teste do Qui-quadrado não atestou diferenças significativas na proporção total entre machos e fêmeas ( $\chi^2 = 0,24$ ;  $p > 0,05$ ). No entanto, quando analisado as proporções em cada um dos meses amostrados, diferenças significativas foram observadas em sete dos 11 meses com capturas (Fig. 2A). Em setembro, outubro, novembro de 2015 e fevereiro de 2016 haviam mais machos, enquanto janeiro, março e junho de 2016, a maior proporção era de fêmeas (Fig. 2A). Para as menores classes de tamanho (10 a 20 cm) a proporção de machos e fêmeas foi equivalente ( $p < 0,05$ ). Nas classes intermediárias (20 a 30

cm) houve maior frequência de fêmeas, enquanto nas de maior tamanho (30 a 42 cm), 70% dos indivíduos foram machos (Fig. 2B).

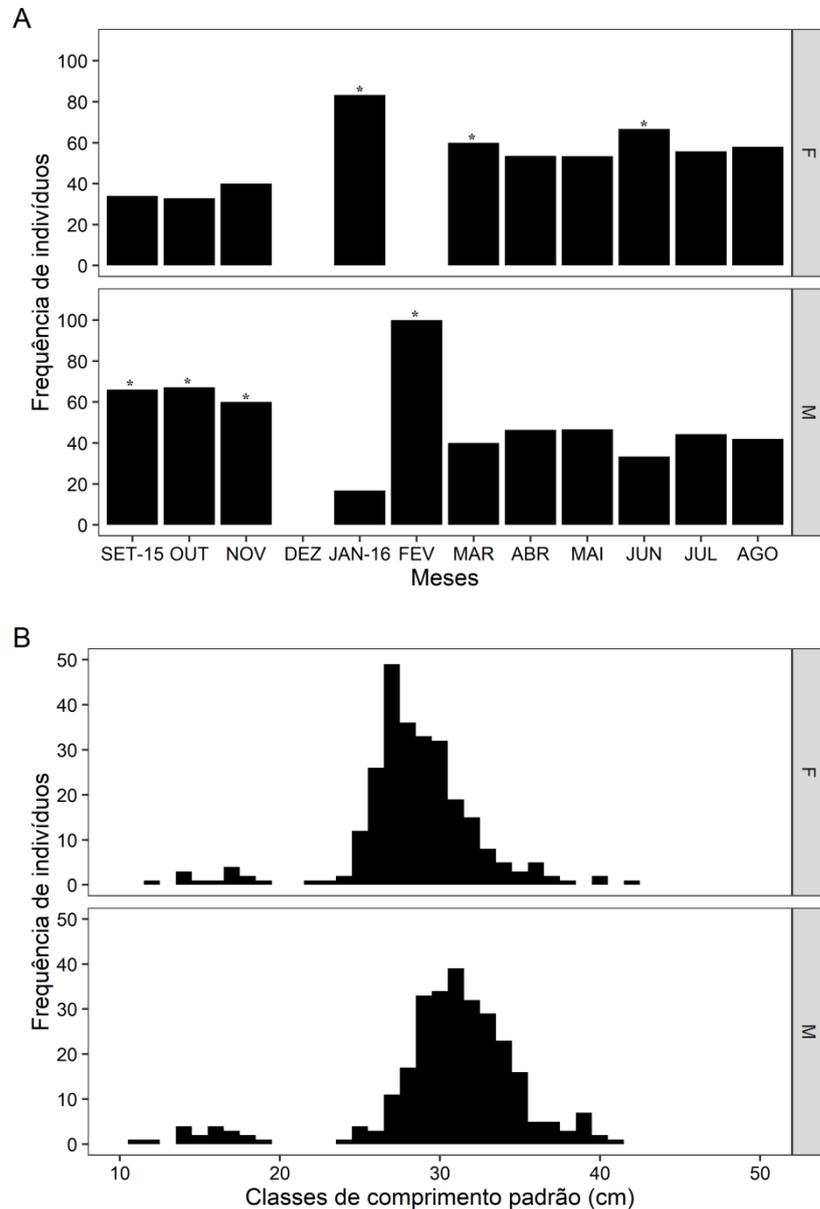


Fig. 2. Frequência de fêmeas (F) e machos (M) de *Pterygoplichthys ambrosettii* entre os meses de amostragem (A) e intervalos de classe de tamanho padrão (B), obtidos na lagoa dos Patos, Planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil, durante o período de setembro de 2015 a agosto de 2016. Asterisco corresponde a meses significativamente diferentes.

De acordo com os estádios gonadais e o índice gonadossomático (GSI) os indivíduos de *P. ambrosettii* estavam aptos à reprodução em outubro, novembro e janeiro (Fig. 3A), com valores de GSI > 4 (Fig. 3B). O valor médio do GSI dos indivíduos aptos a reproduzir foi de 6,5. Quando comparados os valores do índice entre os meses, observa-se uma variação

significativa (ANOVA;  $F= 19,74$ ;  $p < 0,0001$ ), e o teste *a posteriori* indicou outubro e novembro diferindo de todos os demais meses (Tukey;  $p < 0,05$ ).

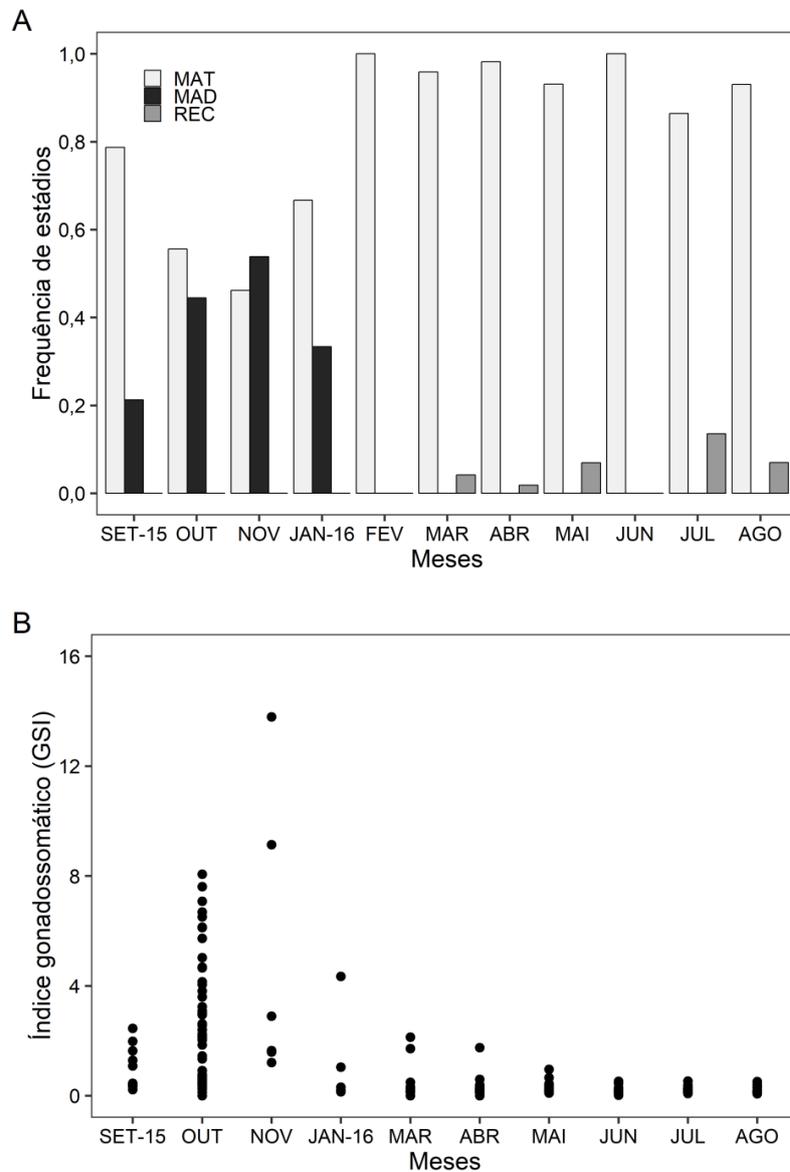


Fig. 3. Variação mensal da frequência de estádios gonadais (macho e fêmea) (A) e Índice gonadosossomático (GSI) das fêmeas maduras (B) de *Pterygoplichthys ambrosettii* coletados na lagoa dos Patos, Planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil, durante o período de setembro de 2015 a agosto de 2016. MAT=maturação; MAD=maduro (aptos à reprodução); REC=recuperação.

O fator de condição, por outro lado, apresentou valores inversos ao observado para o GSI, com menores valores entre setembro e janeiro (Fig. 4). Quando analisado os valores do fator de condição, observam-se diferenças significativas entre os meses amostrados (ANOVA;  $F= 21,35$ ;  $p < 0,001$ ).

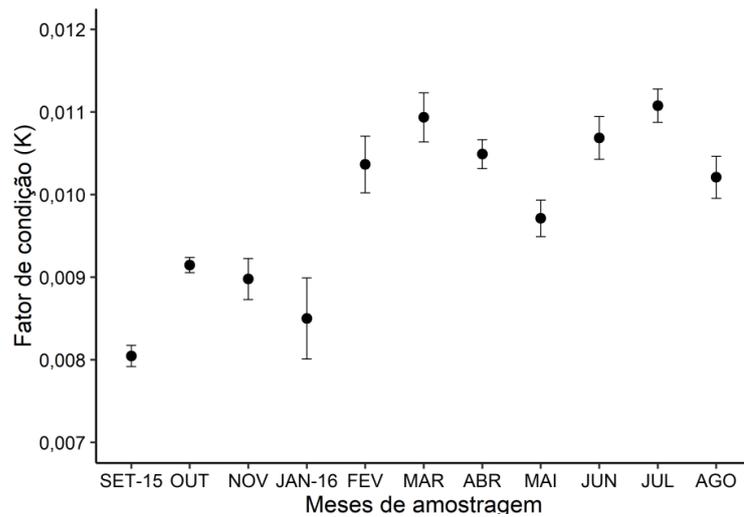


Fig. 4. Fator de condição de *Pterygoplichthys ambrosettii* coletados na lagoa dos Patos, Planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil, durante o período de setembro de 2015 a agosto de 2016.

Os eixos 1 e 2 da análise de componentes principais (PCA) apresentaram autovalores maiores que 1 e foram retidos para interpretação, explicando 74,25 % da variabilidade dos dados. A correlação de Spearman realizada entre os escores dos dois eixos retidos da PCA e os valores de GSI de *P. ambrosettii*, foram significativas apenas para o eixo 2 (PC 2:  $r = -0,42$ ;  $p < 0,02$ ) (Fig. 5). Este eixo (PC2) apresentou autovalor 2,00 e explicou 28,7% da variabilidade nos dados, estando o pH e a condutividade relacionados positivamente ao eixo (autovetores = 0,88 e 0,77, respectivamente), enquanto a precipitação o influenciou negativamente (autovetor = -0,68).

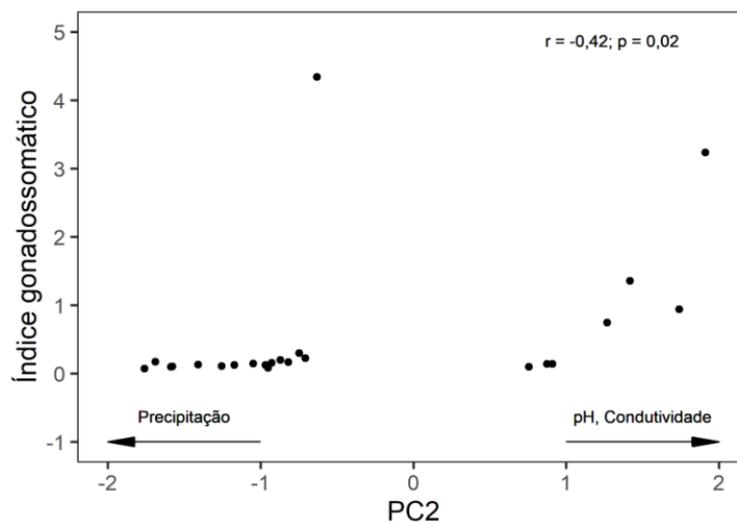


Fig. 5. Correlação de Spearman entre o eixo PC2 da análise de componentes principais e o GSI dos indivíduos de *Pterygoplichthys ambrosettii* na lagoa dos Patos, Planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil, durante o período de setembro de 2015 a agosto de 2016.

Nas fêmeas, grandes ovários saculares preenchem todo o espaço disponível na cavidade abdominal. Além disso, esses apresentavam uma forma assimétrica, onde o esquerdo era claramente maior que o direito, na maioria das fêmeas aptas à reprodução (Fig. 6).



Fig. 6. Visualização da gônada de *Pterygoplichthys ambrosettii*. Ovário esquerdo maior que o direito.

A análise de distribuição de frequência do diâmetro dos oócitos, com valor médio de 3,47 mm, revelou desenvolvimento sincrônico em duas coortes nas gônadas aptas à reprodução, o que sugere desova total (Fig. 7B-C). Nos ovários maduros, os oócitos grandes (> 3,0 mm), prontos para desova, são encontrados em conjunto com oócitos pré-vitelogênicos (< 2 mm) (Fig. 7).

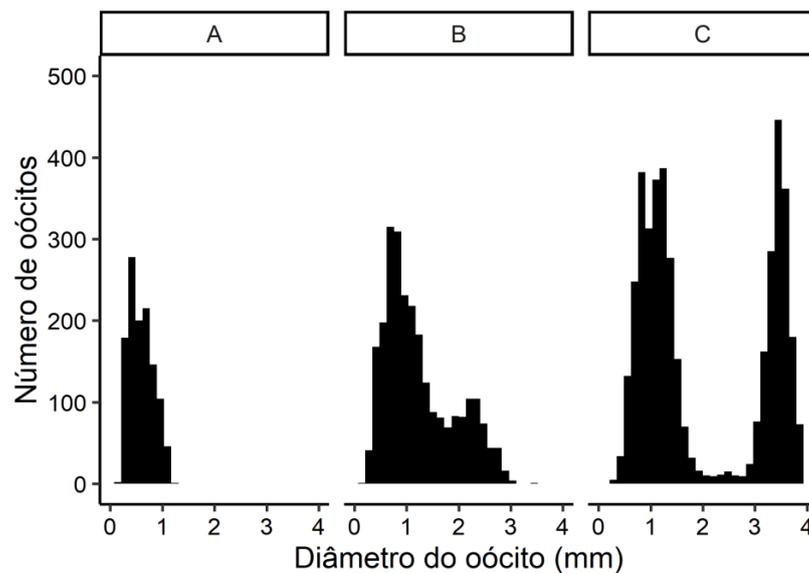


Fig. 7. Histograma de frequência para as classes de diâmetro dos oócitos (mm) nas gônadas em maturação inicial (A), maturação final (B) e aptas à reprodução (C) de *Pterygoplichthys ambrosettii*, na lagoa dos Patos, Planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil, durante o período de setembro de 2015 a agosto de 2016.

A fecundidade máxima foi de 2.872 oócitos por fêmea, enquanto a relativa foi de 3,15 oócitos/g de peso corporal. A análise de covariância indicou efeitos significativos da massa corporal (Wt) na fecundidade relativa (ANCOVA,  $F = 9,56$ ,  $p = 0,02$ ). Além disso, a relação entre o peso corporal e a fecundidade diferiu significativamente entre os meses (ANCOVA, interação  $F = 7,52$ ;  $p = 0,03$ ).

O comprimento total estimado na primeira maturação (L100) foi de 21,9 cm para as fêmeas com IC ( $\alpha 0,05$ ) = 19,71 a 24,09, e 24,2 cm para os machos com IC ( $\alpha 0,05$ ) = 22,16 a 26,24. Não foi possível estimar o L50 devido a ausência de indivíduos na classe intermediária entre o L50 e L100 (Fig. 8).

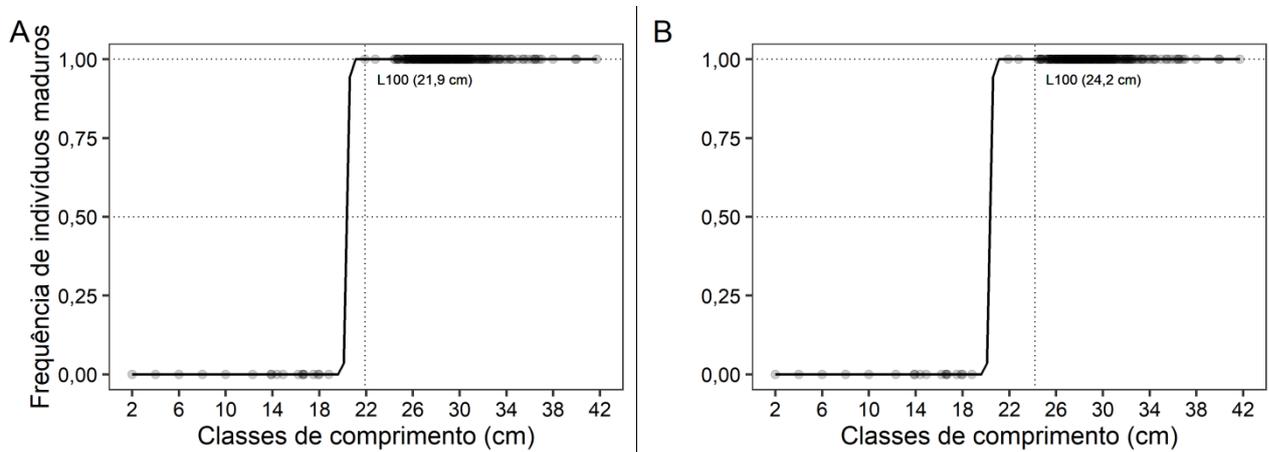


Fig. 8. Regressão logística entre a frequência de indivíduos maduros por classes de comprimento (escala de 4,0 cm) de *Pterygoplichthys ambrosettii*. (A) Fêmeas e (B) machos, capturados na lagoa dos Patos, Planície de inundação do alto rio Paraná, durante o período de setembro de 2015 a agosto de 2016.

Em comparação aos traços reprodutivos das seis espécies de loricarídeos co-ocorrentes na área de estudo, *P. ambrosettii* apresentou valores intermediários para todos os atributos analisados, apresentando maior similaridade com os traços apresentados por *Hypostomus ternetzi* e *Megalancistrus aculeatus* (Tabela 1).

Tabela 1. Comparação dos traços de história de vida de *Pterygoplichthys ambrosettii* com seis espécies comuns de loricarídeos da Planície de inundação do alto rio Paraná. Dados retirados de Suzuki et al. (2000). \*Dados obtidos neste estudo

Traços reprodutivos	<i>Loricariichthys platymetopon</i>	<i>Loricariichthys</i> sp.	<i>Loricaria</i> sp.	<i>Hypostomus ternetzi</i>	<i>Megalancistrus aculeatus</i>	<i>Rhinelepis aspera</i>	<i>Pterygoplichthys ambrosettii</i> *
LS máximo (cm) (M, F)	28,5-33,5	26,5-28,5	26,5-27,5	35,7-32,4	60,7-57,5	47,2-49	<b>41,2-41,7</b>
LS maturação (cm) (M, F)	15,3-16,5	15,9-15,7	16,5-16,2	19,0-19,5	24,8-20,5	20,0-20,0	<b>24,2-21,9</b>
GSI máximo (M, F)	0,58-11,90	0,53-14,75	0,71-11,30	0,10-12,44	0,32-14,06	6,39-16,46	<b>0,43-13,79</b>
Desenvolvimento dos oócitos	Sincrônico em lote	Sincrônico em lote	Sincrônico em lote	Sincrônico em lote	Sincrônico em lote	Não sincrônico	<b>Sincrônico em lote</b>
Tipo de desova	Lotes	Lotes	Lotes	Total	Total	Total	<b>Total</b>
Cuidado parental	Machos carregam	Machos carregam	Machos carregam	Machos guardam o ninho	Machos guardam o ninho	-	<b>Machos guardam o ninho</b>
Fecundidade máxima	1451	619	547	2802	13.022	181.200	2872
Fecundidade relativa (nº oócitos/Peso corporal)	9,46	5,71	7,37	1,5	1,45	39,88	<b>3,15</b>
Diâmetro médio dos oócitos (mm) (d.p.)	2,32 (0,19)	2,74 (0,19)	2,55 (0,12)	4,36 (0,14)	4,29 (0,12)	1,32 (0,07)	<b>3,47 (1,11)</b>

### 3.4 DISCUSSÃO

Um consistente indicador de estabelecimento de *P. ambrosettii* foi a captura de espécimes durante todo o período de amostragem. Observou-se coortes de diferentes tamanhos, de pequenos juvenis até grandes adultos, onde as maiores classes de tamanho foram dominadas por machos. Segundo Nikolsky (1963) os machos tendem a serem maiores em espécies que defendem a prole no ninho e são territorialistas. O mesmo padrão foi constatado por Cruz e Langeani, (2000), para *P. ambrosettii*, em estudo realizado em cativeiro. Quanto ao tamanho da população, Garcia et al. (2014), em um estudo realizado na bacia do alto rio Paraná, registrou para *P. ambrosettii* tamanho máximo de 36,5 cm na área invadida (rio Paranapanema) e 31,6 cm na região nativa (rio Miranda). Resultado semelhante (35 cm LS) foi reportado por Batista-Silva et al. (2015), no Pantanal brasileiro, onde *P. ambrosettii* é considerada nativa. Nico e Martin (2001), em seu primeiro registro de invasão de *P. ambrosettii* no Texas, EUA, relataram indivíduos capturados medindo até 47,9 cm de comprimento total. Embora haja relatos de que espécies do gênero possam chegar até 70 cm de comprimento, dependendo do local e da espécie (Mendoza-Alfaro et al., 2009), os tamanhos máximos relatados na literatura variaram entre 36 a 58,5 (cm-LS) (Nico et al., 2012; Gibbs et al., 2013; Wei et al., 2017). Segundo Moyle e Marchetti (2006), esta faixa de comprimento intermediário (entre 10 a 80 cm), é considerada a menos suscetível a falhas na invasão, quando comparado à peixes muito pequenos ou muito grandes.

Quanto a proporção total entre machos e fêmeas, esta obedeceu a taxa de 1:1, comum na maioria das populações de peixes. Estes resultados corroboram o relatado por Garcia et al. (2014) que encontrou essa proporção para *P. ambrosettii* na área invadida. Por outro lado, na área nativa estes autores revelam que a proporção sexual é diferente, tendo um macho para cada quatro fêmeas. Aqui, quando analisado a proporção entre os meses, notou-se um maior número de machos apenas no período reprodutivo, nos demais meses houve predomínio de fêmeas ou equivalência sexual. Além disso, os machos capturados neste período estavam todos em idade reprodutiva. Esses resultados diferem daqueles obtidos por Liang et al. (2005) e Hossain et al. (2018), que durante os meses de reprodução, registraram maior abundância de fêmeas de *P. multiradiatus* e *P. pardalis*. Segundo Cruz e Langeani (2000), machos visitantes competem por áreas mais adequadas para construção dos ninhos, o que pode resultar em mais machos ocorrendo em determinadas áreas neste período. Além disso, é possível que uma maior atividade e o comportamento agressivo e

territorialista ao defender seus ninhos (Cruz e Langeani, 2000; Hoover, 2004; Hussen et al., 2016), deixem os machos mais vulneráveis as capturas. Wakida-Kusunoki e Ángel (2011), relataram que durante o período reprodutivo, indivíduos de *P. pardalis* apresentavam maior atividade (visto que são espécies sedentárias), aumentando consideravelmente suas capturas nesta época.

Os resultados aqui apresentados indicaram que *P. ambrosettii* apresenta um período reprodutivo relativamente curto, reproduzindo-se de setembro a janeiro, sendo novembro o período com maior frequência de indivíduos aptos à reprodução e maiores valores de GSI. No entanto, este não parece ser um padrão consistente para o gênero, pois Hussen et al. (2016), mencionam que o período reprodutivo dos *Pterygoplichthys* geralmente é prolongado, e Liang et al. (2005) e Gibbs et al. (2013), reportam que *P. multiradiatus* e *P. disjunctivus* mantêm ovários maduros durante todo o ano. O período de reprodução aqui encontrado coincidiu com o período de maiores temperaturas e início das chuvas na área de estudo. Embora uma correlação significativa do GSI tenha sido constatada apenas para precipitação, estudos mostram que na maioria das regiões invadidas, *Pterygoplichthys* geralmente se reproduzem nos períodos mais quentes e em águas ascendentes (Cruz e Langeani, 2000; Gibbs et al., 2008; Wakida-Kusunoki e Ángel, 2011; Gibbs et al., 2013; Rueda-Jasso et al., 2013; Jumawan e Herrera, 2014; Gibbs et al., 2017).

No caso de *P. ambrosettii* foram consideradas fêmeas aptas à reprodução aquelas que apresentaram  $GSI > 4$ , corroborando as observações macroscópica dos estádios gonadais. As estimativas médias do GSI foram consistentes com os valores determinados para as populações invasoras de *P. multiradiatus* em Taiwan (Liang et al., 2005), de *P. disjunctivus* na Flórida (Gibbs et al., 2008) e África (Jones et al., 2013) e de *P. pardalis* no México (Wakida-Kusunoki e Ángel, 2011) e Vietnã (Zworykin e Budaev, 2013). Para *Loricariichthys platymetopon* na bacia do rio Paranapanema, o valor considerado foi ainda maior ( $GSI > 7$ ) (Marcucci et al. 2005).

O fator de condição apresentou resultados correspondentes com a literatura, em que os peixes de água doce tropical, apresentam melhor condição corporal nos meses de menor temperatura (abril a agosto), período em que armazenam energia para reprodução (Vazzoler, 1996). Na época de desova, altas demandas como a produção de ovos pelas fêmeas e construção e cuidado do ninho pelos machos, consomem as reservas acumuladas, resultando em menor fator de condição nesse período. Portanto, esse índice geralmente se encontra inversamente relacionado aos valores de GSI, que são mais altos durante a atividade reprodutiva. Ademais, a condição corporal aqui

obtida corrobora Gibbs et al. (2017), que encontraram valores similares para uma população estabelecida de *P. disjunctivus* na Flórida.

Uma característica curiosa observada em *P. ambrosettii* foi a assimetria no tamanho dos ovários, sendo o esquerdo consideravelmente maior que o direito em quase todas as fêmeas maduras e algumas em maturação. Essa particularidade parece ser compartilhada por seu congêneres *P. disjunctivus* e *P. gibbiceps* (Gibbs et al., 2008; Jumawan e Herrera, 2014), que apresentaram até 30% de diferença entre os dois ovários. Duarte et al. (2011) também reportam assimetria entre os ovários de *Hypostomus affinis*. Esta condição é raramente relatada para os teleósteos e ainda não possui uma explicação consistente, mas pode estar relacionada a disposição dos órgãos na cavidade celomática ou constrição pelo tecido conjuntivo (Gibbs et al., 2008). Ainda, segundo estes autores, essa diferença aparentemente não afeta as características e tamanhos dos oócitos entre os ovários, contudo estudos específicos são necessários para melhor entendimento dessa peculiaridade.

*Pterygoplichthys ambrosettii* possui três classes de tamanho de oócitos bem definidos, e estes variam de acordo com estágio gonadal. As fêmeas aptas à reprodução apresentaram tamanho de oócitos considerados grandes (3,47 mm), o que segundo Winemiller (1989), é característico de “estrategistas de equilíbrio” que possuem esforço reprodutivo anual, período de reprodução restrito e cuidado parental. Segundo Olden et al. (2006), os estrategistas de equilíbrio têm mostrado as taxas mais rápidas de invasão, além de serem competitivamente dominante nos ambientes que ocorrem. Com exceção daqueles imaturos, todos os demais ovários exibiam oócitos visíveis a olho nu e nenhuma gônada estava completamente esgotada. Winemiller (1987), descreve ser comum nos loricarídeos a liberação de vários (3 a 5) lotes de oócitos durante a época de desova, estratégia conhecida como desova parcelada. No entanto, no caso dos *Pterygoplichthys* ainda não há um consenso sobre o tipo de desova realizada. Há estudos que os caracterizam como tendo desova múltipla (Cruz e Langeani, 2000; Hoover, 2004; Liang et al., 2005; Gibbs et al., 2008; Jumawan e Herrera, 2014; Hussien et al., 2016), enquanto outros relatam desova total (Samat et al., 2016; Gibbs et al., 2017). Segundo Vazzoler (1996), a determinação do tipo de desova de uma espécie tende a ser complexa, e tem sido subestimada nos estudos de reprodução de peixes, que geralmente se baseiam em dados insuficientes para essa determinação. Um conjunto de evidências aqui reveladas indicam que *P. ambrosettii* apresenta desova total, tais como de táticas, como a presença de grupos modais de diferentes diâmetros de oócitos nas gônadas maduras, onde apenas os mais avançados

são eliminados, enquanto os demais, de menor diâmetro, permanecem nos ovários após a desova, e formarão o estoque de reserva para a próxima época reprodutiva. Essa afirmação se baseia nos dados aqui encontrados, de desenvolvimento ovocitário, período reprodutivo mais curto, menor fator de condição durante a reprodução e observações macroscópica das condições das gonâdas maduras e semi-esgotadas. Quanto a fecundidade, *P. ambrosettii* apresentou número máximo de 2.872 ovos por fêmea, que segundo Moyle e Marchetti (2006) é considerado uma fecundidade moderada (entre 1.000 e 10.000), porém a mais vantajosa em termos de invasão, representando 79% de sucesso. A maioria dos trabalhos que abordam a biologia reprodutiva de espécies de *Pterygoplichthys*, corroboram esses valores intermediários de fecundidade (Gibbs et al., 2008; Mendoza-Alfaro et al., 2009; Gibbs et al., 2017), com exceção de uma população de *P. disjunctivus* na Flórida, EUA, que apresentou fecundidade de cerca de 30.000 ovos, contudo, a espécie apresentou estágio apto à reprodução durante todo o ano, o que não ocorrem com *P. ambrosettii*.

Outro ponto que merece destaque como componente da história de vida de *P. ambrosettii*, é em relação ao tamanho de primeira maturação, em que apenas o L100 pode ser determinado. Descrito como o comprimento mínimo com o qual todos os indivíduos estão aptos a reproduzir, foi aqui estimado em 21,9 cm para fêmeas e 24,2 cm para os machos. A ausência de indivíduos nas faixas intermediárias, 19 e 24 cm, impossibilitou a determinação do L50 (tamanho em que se inicia a transição de juvenil para o adulto, quando pelo menos 50% da população estaria imatura e outros 50% estaria em fase reprodutiva). Essa ausência de espécimes nesse limiar de tamanho parece ser constante nos ambientes da planície de inundação estudada (dados de longo-tempo não mostrados), porém sem uma explicação plausível. Gibbs et al. (2013), relatam que para uma população de *P. disjunctivus*, são raras as capturas de indivíduos menores de 20 cm SL, e associam isso ao fato dos juvenis possuírem uma armadura menos resistente e menor tamanho corporal, tornando-os mais suscetíveis a predação por pássaros. Outra suposição levantada por esses autores é que os juvenis estejam migrando para outros locais ou se escondendo neste período pré-maturidade.

Quando comparado com outras populações em áreas invadidas, o tamanho de primeira maturação pode variar significativamente entre 15 a 30 cm (Wei et al., 2017), dependendo das condições ambientais e outros fatores limitantes. Essa plasticidade nos traços da história de vida, como no tamanho de primeira maturação, pode promover fortemente o sucesso da invasão (Olden et al., 2006), e até mesmo sustentar a evolução das características invasivas (Buczkowski, 2010). De acordo com Olden et al. (2006), espécies que otimizam o equilíbrio entre o tamanho da

maturação e o investimento na prole, em detrimento da maximização da fecundidade tiveram maiores taxas de expansão populacional em locais invadidos.

Entre os loricarídeos estudados por Suzuki et al. (2000), apenas *Hypostomus ternetzi* e *Megalancistrus aculeatus*, apresentam desova total, ambas espécies com histórias de vida bem similares a *P. ambrosettii*. Em relação as espécies de loricarídeos estudados por Suzuki et al. (2000), na planície de inundação, *P. ambrosettii* parece sobrepor caracteres reprodutivos dispostos por *Hypostomus ternetzi* e *Megalancistrus aculeatus*, em que são caracterizados por maior tamanho corporal, LS de primeira maturação e valores de GSI similares, desenvolvimento ovocitário em lotes, com desova total, diâmetro do oócito grande, com machos guardadores de ninho. Todavia, *H. ternetzi* tem uma distribuição mais limitada na bacia, ocorrendo mais especificamente na zona fluvial do reservatório de Itaipu, enquanto *M. aculeatus*, conhecido popularmente como “cascudo abacaxi” é amplamente distribuída no reservatório e canal principal do alto Paraná, não ocorrendo em pequenos afluentes e lagoas de várzea da planície (Suzuki et al., 2000). Sendo as lagoas o principal habitat ocupado por *P. ambrosettii*, a ausência de espécies com traços reprodutivos similares ao deste invasor na planície (Agostinho et al., 2004a), especialmente nos ambientes lênticos, pode ter favorecido a sua invasão.

### 3.5 CONCLUSÃO

Este estudo revelou algumas características da história de vida ainda não conhecidas para *P. ambrosettii*, uma espécie com alta invasibilidade, introduzida e estabelecida por toda a bacia do alto rio Paraná. Como previsto, essa espécie compartilha de muitas características relatadas para seus congêneres, com populações invasoras em diversas partes do mundo. Das táticas reprodutiva exibidas, o tamanho de primeira maturação, cuidado parental e fecundidade moderada são considerados bons preditores de estabelecimento e da capacidade de se tornar abundante. Simultaneamente, essa espécie possui outros traços fisiológicos e comportamentais, não medidos aqui, que podem favorecer sua invasão. Apesar do número de invasões relatadas para *P. ambrosettii* e seus congêneres ter aumentado exponencialmente nos últimos anos, poucas pesquisas foram realizadas sobre a história de vida desses invasores. Considerando seus impactos sobre o ecossistema e a interação com a fauna residente na região invadida, qualquer informação adicional sobre sua biologia básica, pode ser crucial para a gestão e prevenção de novas invasões.

## REFERÊNCIAS

- Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Veríssimo, S., & Okada, E. K. (2004). Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish biology and Fisheries*, 14(1), 11–19.
- Allendorf, F. W., & Lundquist, L. L. (2003). Introduction: population biology, evolution, and control of invasive species. *Conservation Biology*, 17(1), 24–30.
- Alpert, P. (2006). The advantages and disadvantages of being introduced. *Biological Invasions*, 8(7), 1523–1534.
- Balon, E. K. (1984). Reflections on some decisive events in the early life of fishes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 113(2), 178–185.
- Batista-Silva, V. F., Bailly, D., Gubiani, É. A., Costa, F. E. S., Lescano de Almeida, V. L., & Liparelli, T. (2015). Length–weight relationships for freshwater fish species from the Pantanal of the Negro River, Brazil. *Journal of Applied Ichthyology*, 31(1), 233–235.
- Bunkley-Williams, L. U. C. Y., Williams Jr, E. H., Lilystrom, C. G., Corujo-Flores, I., Zerbi, A. J., Aliaume, C. A. T. H. E. R. I. N. E., & Churchill, T. N. (1994). The South American sailfin armored catfish, *Liposarcus multiradiatus* (Hancock), a new exotic established in Puerto Rican fresh waters. *Caribbean Journal of Science*, 30(1–2), 90–94.
- Buczowski G. (2010). Extreme life history plasticity and the evolution of invasive characteristics in a native ant. *Biological Invasions*, 12(9):3343–9.
- Capps, K. (2008). The impacts of sailfish catfish (Siluriformes: Loricariidae) on invaded freshwater ecosystems. In *Annual Meeting of American Ichthyologist and Herpetologist Society* (pp. 23–28).
- Capps, K. A., Nico, L. G., Mendoza-Carranza, M., Arévalo-Frías, W., Ropicki, A. J., Heilpern, S. A., & Rodiles-Hernández, R. (2011). Salinity tolerance of non-native suckermouth armoured catfish (Loricariidae: *Pterygoplichthys*) in south-eastern Mexico: implications for invasion and dispersal. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 21(6), 528–540. DOI: 10.1002/aqc.1210

- Cassey, P., García-Díaz, P., Lockwood, J. L., & Blackburn, T. M. (2018). Invasion biology: searching for predictions and prevention and avoiding lost causes. In: Jeschke JM, Heger T (eds) *Invasion biology: Hypotheses and Evidence*, série 9. CABI, Boston, pp. 3–13
- Chavez, J. M., De La Paz, R. M., Manohar, S. K., Pagulayan, R. C., & Carandang, J. R. (2006). New Philippine record of South American sailfin catfishes (Pisces: Loricariidae). *Zootaxa*, 1109(1), 57–68.
- Cruz, A. L., & Langeani, F. (2000). Comportamento reprodutivo do cascudo *Liposarcus anisitsi* (Eigenmann & Kennedy, 1903) (Ostariophysi: Loricariidae: Hypostominae) em cativeiro. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia*, 13, 109–115.
- Cruz, A. L., Pedretti, A. C. E., & Fernandes, M. N. (2009). Stereological estimation of the surface area and oxygen diffusing capacity of the respiratory stomach of the air-breathing armored catfish *Pterygoplichthys anisitsi* (Teleostei: Loricariidae). *Journal of Morphology*, 270(5), 601–614.
- Duarte, S., Araújo, F. G., & Bazzoli, N. (2011). Reproductive plasticity of *Hypostomus affinis* (Siluriformes: Loricariidae) as a mechanism to adapt to a reservoir with poor habitat complexity. *Zoologia*, 28(5).
- Fuller, P. L., Nico, L. G., & Williams, J. D. (1999). Nonindigenous fishes introduced into inland waters of the United States. 1 Assessment and management of alien species that threaten, 27.
- Garcia, D. A. Z., Almeida, F. S., Silva e Souza, Â. T., Britton, J. R., & Orsi, M. L. (2014). Invasion characteristics of *Pterygoplichthys ambrosettii* (Holmberg, 1893) in the lower Paranapanema River, Brazil. *Journal of Applied Ichthyology*, 30(5), 1041–1044.
- Garcia, D. A. Z., Casimiro, A. C. R., & Orsi, M. L. (2012). Introduction of the armored catfish, *Pterygoplichthys ambrosettii* (Holmberg, 1893), in a large effluent of the Upper Paraná River Basin. *Journal of Applied Ichthyology*, 28(1), 138–139.
- García-Berthou, E. (2007). The characteristics of invasive fishes: what has been learned so far? *J Fish Biol*, 71, 33–55.
- Gibbs, M. A., Kurth, B. N., & Bridges, C. D. (2013). Age and growth of the loricariid catfish *Pterygoplichthys disjunctivus* in Volusia Blue Spring, Florida. *Aquatic Invasions*, 8(2), 207–214.
- Gibbs, M. A., Shields, J. H., Lock, D. W., Talmadge, K. M., & Farrell, T. M. (2008). Reproduction

in an invasive exotic catfish *Pterygoplichthys disjunctivus* in Volusia Blue Spring, Florida, USA. *Journal of Fish Biology*, 73(7), 1562–1572.

Gibbs, M., Watson, P., Johnson-Sapp, K., & Lind, C. (2017). Reproduction revisited--a decade of changes in the reproductive strategies of an invasive catfish, *Pterygoplichthys disjunctivus* (Weber, 1991), in Volusia Blue Spring, Florida. *Aquatic Invasions*, 12(2), 225–239.

Gusakov, V. A., Stolbunov, I. A., & Dien, T. D. (2018). Modern distribution of armored catfishes (Siluriformes: Loricariidae) in Central Vietnam. *Inland Water Biology*, 11(2), 179–183.

Guzmán, A. F., & Barragán, J. S. (1997). Presencia de bagre Sudamericano (Osteichthyes: Loricariidae) en el río Mezcala, Guerrero, México. *Vertebrata Mexicana*, 3,1–4.

Hoover, J. J., Jack K. K., & Cofrancesco, A. F. (2004). Suckermouth catfishes: threats to aquatic ecosystems of the United States? *Aquatic Nuisance Species Research Program 4*: 1–14

Hossain, M. Y., Rahman, M. M., Ahmed, Z. F., Ohtomi, J., & Islam, A. B. M. S. (2008). First record of the South American sailfin catfish *Pterygoplichthys multiradiatus* in Bangladesh. *Journal of Applied Ichthyology*, 24(6), 718–720.

Hossain, M., Vadas, R., Ruiz-Carus, R., & Galib, S. M. (2018). Amazon Sailfin Catfish *Pterygoplichthys pardalis* (Loricariidae) in Bangladesh: A Critical Review of Its Invasive Threat to Native and Endemic Aquatic Species. *Fishes*, 3(14), 1–12.

Howeth, J. G., Gantz, C. A., Angermeier, P. L., Frimpong, E. A., Hoff, M. H., Keller, R. P., ... & Lodge, D. M. (2016). Predicting invasiveness of species in trade: climate match, trophic guild and fecundity influence establishment and impact of non-native freshwater fishes. *Diversity and Distributions*, 22(2), 148–160.

Hussan, A., Choudhury, T. G., Das, A., & Gita, S. (2016). Suckermouth Sailfin Catfishes: A future threat to aquatic ecosystems of India. *Aquaculture Times*, 2(6): 20–22

Jackson, D. A. (1993). Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology*, 74(8), 2204–2214.

Jones, R. W., Weyl, O. L., Swartz, E. R., & Hill, M. P. (2013). Using a unified invasion framework to characterize Africa's first loricariid catfish invasion. *Biol Invasions*, 15(10), 2139–2145.

- Jumawan, J. C., & Herrera, A. A. (2014). Ovary morphology and reproductive features of the female suckermouth sailfin catfish, *Pterygoplichthys disjunctivus* (Weber 1991) from Marikina River, Philippines. *Asian Fisheries Science*, 27(1), 75–89.
- Junk, W. J., P. B. Bayley, & R. E. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Can J Fish Aquat Sci.* 106:110–127.
- Junk, W. J., Piedade, M. T. F., Lourival, R., Wittmann, F., Kandus, P., Lacerda, L. D., ... & Schöngart, J. (2014). Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 24(1), 5–22.
- Keszka, S., Panicz, R., & Tanski, A. (2008). First record of the leopard pleco, *Pterygoplichthys gibbiceps* [Actinopterygii, Loricariidae] in the Brda River in the centre of Bydgoszcz [Northern Poland]. *Acta Ichthyologica Et Piscatoria*, 2(38), 135–138.
- Kolar, C. S., & Lodge, D. M. (2001). Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in ecology and evolution*, 16(4), 199–204.
- Levin, B. A., Phuong, P. H., & Pavlov, D. S. (2008). Discovery of the Amazon sailfin catfish *Pterygoplichthys pardalis* (Castelnau, 1855) (Teleostei: Loricariidae) in Vietnam. *Journal of Applied Ichthyology*, 24(6), 715–717.
- Liang, S. H., Chuang, L. C., & Chang, M. H. (2006). The pet trade as a source of invasive fish in Taiwan. *Taiwania*, 51(2), 93–98.
- Liang, S. H., Wu, H. P., & Shieh, B. S. (2005). Size structure, reproductive phenology, and sex ratio of an exotic armored catfish (*Liposarcus multiradiatus*) in the Kaoping River of southern Taiwan. *Zoological Studies*, 44(2), 252.
- Lienart, G. D. H., Rodiles-Hernández, R., & Capps, K. A. (2013). Nesting burrows and behavior of nonnative catfishes (Siluriformes: Loricariidae) in the Usumacinta-Grijalva Watershed, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 58(2), 238–244.
- Marcucci, K. M., Orsi, M. L., & Shibatta, O. A. (2005). Abundância e aspectos reprodutivos de *Loricariichthys platymetopon* (Siluriformes, Loricariidae) em quatro trechos da represa Capivara, médio rio Paranapanema. *Iheringia, Série Zoologia*, 95(2), 197–203.

- Mendoza, R., Contreras, S., Ramírez, C., Koleff, P., Álvarez, P., & Aguilar, V. (2007). Los peces diablo: especies invasoras de alto impacto. *Biodiversitas*, 70, 1–5.
- Mendoza-Alfaro, R., Fisher, J. P., Courtenay, W., Martínez, C. R., Orbe-Mendoza, A., Gallardo, C. E.,... and Balderas, S. C. (2009). Armored Catfish (Loricariidae). *Trinational Risk Assessment. Trinational Risk Assessment Guidelines for Aquatic Alien Invasive Species*, p. 25–37.
- Moyle, P. B., & Marchetti, M. P. (2006). Predicting invasion success: freshwater fishes in California as a model. *BioScience*, 56(6), 515–524.
- Nakatani, K., Agostinho, A. A., Baumgartner, G., Bialezki, A., Sanches, P. V., Makrakis, C. M. & Pavanelli, S. C. (2001) *Ovos e larvas de peixes de água doce: desenvolvimento e manual de identificação*. Maringá: Eduem.
- Nico, L. G., & Martin, R. T. (2001). The South American suckermouth armored catfish, *Pterygoplichthys anisitsi* (Pisces: Loricariidae), in Texas, with comments on foreign fish introductions in the American Southwest. *The Southwestern Naturalist*, 46(1), 98–104.
- Nico, L. G., Butt, P. L., Johnston, G. R., Jelks, H. L., Kail, M., & Walsh, S. J. (2012). Discovery of South American suckermouth armored catfishes (Loricariidae, *Pterygoplichthys* spp.) in the Santa Fe River drainage, Suwannee River basin, USA. *BioInvasions Record*, 1(3).
- Nikolsky, G. V. (1963). Ecology of fishes. In *Ecology of fishes*. Academic press.
- Nobile, A. B., Lima, F. P., Freitas-Souza, D., Queiroz, J., Garcia, D. A. Z., Orsi, M. L., & Vidotto-Magnoni, A. P. (2018). Distribution of non-native suckermouth armoured catfish *Pterygoplichthys ambrosettii* in the upper Paraná River basin, Brazil. *Journal of Fish Biology*, 92(4), 1198–1206.
- Nordheimer, R., & Jeschke, J. M. (2018). Disturbance hypothesis. *Invasion Biology: Hypotheses and Evidence*, 9, 71.
- Olden, J. D., Poff, N. L., & Bestgen, K. R. (2006). Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado River Basin. *Ecological Monographs*, 76(1), 25–40.
- Orfinger, A. B. & Goodding, D. D. (2018). The global invasion of the suckermouth armored catfish genus *Pterygoplichthys* (Siluriformes: Loricariidae): Annotated list of species, distributional summary, and assessment of impacts. *Zoological Studies*, 57, 1–16. DOI: 10.6620/ZS.2018.57–07
- Ozdilek, S. Y. 2007. Possible threat for Middle East inland water: an exotic and invasive species,

- Pterygoplichthys disjunctivus* (Weber 1991) in Asi river, Turkey (Pisces: Loricariidae). *Journal of Fisheries and Aquatic Science* 24:303–306.
- Petry, A. C., Abujanra, F., Gomes, L. C., Julio Jr, H. F., & Agostinho, A. A. (2013). Effects of the interannual variations in the flood pulse mediated by hypoxia tolerance: the case of the fish assemblages in the upper Paraná River floodplain. *Neotropical Ichthyology*, 11(2), 413–424.
- Piazzini, S., Lori, E., Favilli, L., Cianfanelli, S., Vanni, S., & Manganelli, G. (2010). A tropical fish community in thermal waters of southern Tuscany. *Biol Invasions*, 12(9), 2959–2965.
- R Development Core Team. (2018). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Roa, R. (1999). Estimation of size at sexual maturity: an evaluation of analytical and resampling procedures. *Fishery Bulletin*, 97, 570–580.
- Roa, R., Ernst, B., & Tapia, F. (1999). Estimation of size at sexual maturity: An evaluation of analytical and resampling procedures. *Fishery Bulletin*, 97, 570–580.
- Rueda-Jasso, R. A., Campos-Mendoza, A., Arreguín-Sánchez, F., Díaz-Pardo, E., & Martínez-Palacios, C. A. (2013). The biological and reproductive parameters of the invasive armored catfish *Pterygoplichthys disjunctivus* from Adolfo López Mateos El Infiernillo Reservoir, Michoacán-Guerrero, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84(1), 318–326.
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., ... & McCauley, D. E. (2001). The population biology of invasive species. *Annual review of ecology and systematics*, 32(1), 305–332.
- Samat, A., Shukor, M. N., Mazlan, A. G., Arshad, A., & Fatimah, M. Y. (2008). Length-weight relationship and condition factor of *Pterygoplichthys pardalis* (Pisces: Loricariidae) in Malaysia Peninsula. *Research Journal of Fisheries and Hydrobiology*, 3(2), 48–53.
- Samat, A., Yusoff, F. M., Arshad, A., Ghaffar, M. A., Nor, S. M., Magalhaes, A. L. B., & Das, S. K. (2016). Reproductive biology of the introduced sailfin catfish *Pterygoplichthys pardalis* (Pisces: Loricariidae) in peninsular Malaysia. *Indian Journal of Fisheries*, 63(1), 35–41. DOI: 10.21077/ijf.2016.63.1.44937-05

- Snedecor, G. W. & Cochran, W. G. (1989). *Statistical Methods*, 8th ed. Ames: Iowa State University Press.
- Souza Filho, E. E. (2009). Evaluation of the Upper Paraná River discharge controlled by reservoirs. *Brazilian Journal of Biology*, 69(2), 707–716.
- Suzuki, H. I., Agostinho, A. A., & Winemiller, K. O. (2000). Relationship between oocyte morphology and reproductive strategy in loricatoriid catfishes of the Paraná River, Brazil. *Journal of fish biology*, 57(3), 791–807.
- Vazzoler, A. E. A. M. (1996). *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Maringá: Eduem, 169.
- Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2002). Random and mixed effects. In *Modern applied statistics with S* (pp. 271–300). Springer, New York, NY.
- Wakida-Kusunoki, A. T., & Amador-del Ángel, L. E. (2011). Aspectos biológicos del pleco invasor *Pterygoplichthys pardalis* (Teleostei: Loricariidae) en el río Palizada, Campeche, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 82(3), 870–878.
- Wakida-Kusunoki, A. T., del Angel, A., & Enrique, L. (2008). Nuevos registros de los pecos *Pterygoplichthys pardalis* (Castelnau 1855) y *P. disjunctivus* (Weber 1991) (Siluriformes: Loricariidae) en el Sureste de México. *Hidrobiológica*, 18(3), 251–256.
- Weber, C. (2003). Subfamily Hypostominae (armored catfishes). In R. E. Reis, S. O., Kullander and C. J. Ferraris, Jr. (Eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*, Porto Alegre, RS: EDIPUCRS.
- Wei, H., Copp, G. H., Vilizzi, L., Liu, F., Gu, D., Luo, D., ... & Hu, Y. (2017). The distribution, establishment and life-history traits of non-native sailfin catfishes *Pterygoplichthys* spp. in the Guangdong Province of China. *Aquatic Invasions*, 12(2), 241–249.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. New York: Springer.
- Winemiller, K. O. (1987). 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. *Environmental Biology of Fishes*, 20(3), 219–227.
- Winemiller, K. O. (1989). Patterns of variation in life history among South American fishes in

seasonal environments. *Oecologia*, 81(2), 225–241.

Winemiller, K. O., & Rose, K. A. (1992). Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and aquatic sciences*, 49(10), 2196–2218.

Zworykin, D. D., & Budaev, S. V. (2013). Non-indigenous armoured catfish in Vietnam: invasion and systematics. *Ichthyological research*, 60(4), 327–333.

APÊNDICE A - Nível hidrométrico (m) diário no rio Ivinheima, Planície de inundação do alto rio Paraná

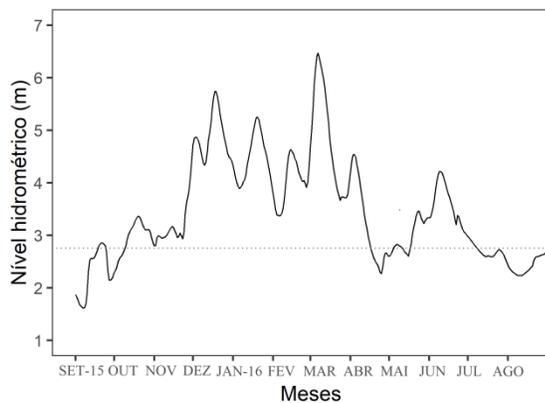


Fig. A.1. Nível hidrométrico (m) diário no rio Ivinheima, Planície de inundação do alto rio Paraná, durante o período de setembro de 2015 a agosto de 2016. Linha tracejada indica o limiar definido para o transbordamento do rio Ivinheima (2,75 m).

#### **4 REPRODUÇÃO INDUZIDA E DESENVOLVIMENTO INICIAL DE *Pterygoplichthys ambrosettii* (HOLMBERG, 1893) (SILURIFORMES: LORICARIIDAE), UMA ESPÉCIE ALTAMENTE INVASIVA**

##### **RESUMO**

Compreender a história de vida e as etapas de desenvolvimento de uma espécie não-nativa é fundamental para identificar traços que podem ser vantajosos para sua invasão e estabelecimento. Assim, este estudo teve por objetivo fornecer uma descrição detalhada do desenvolvimento embrionário, larval e juvenil, obtidos a partir de reprodução induzida de *Pterygoplichthys ambrosettii*. As matrizes foram capturas em lagoas do rio Ivinheima, MS, aclimatadas e separadas. Em seguida foram induzidas à reprodução utilizando extrato de hipófise. A extrusão ocorreu cerca de 18 horas após indução hormonal. As principais fases da embriogênese foram visualizadas. Os ovos são grandes (média 3,56 mm), amarelo vívido e adesivos, característicos de espécies com cuidado parental. O desenvolvimento embrionário foi completado em aproximadamente 6 dias a 25°C, resultando em larvas precociais (notocorda flexionada, olho pigmentado, boca aberta e nadadeiras com raios). A análise do desenvolvimento corporal indicou rápido crescimento até o 9º dia, no qual os jovens apresentaram um fenótipo adulto definitivo. No geral, *P. ambrosettii* apresentou desenvolvimento inicial característico de peixes sedentários e guardadores de prole. No contexto da invasão, o cuidado parental, período larval curto, ovos grandes e adesivos e larvas precociais podem ser considerados traços vantajosos pois asseguram maior sobrevivência e manutenção da população.

**Palavras-chave:** Loricariidae; Ontogenia; Invasões biológicas; Larvas precociais; Cuidado parental

#### **4 INDUCED REPRODUCTION AND INITIAL DEVELOPMENT OF *Pterygoplichthys ambrosettii* (HOLMBERG, 1893), A HIGHLY INVASIVE SPECIES**

##### ***ABSTRACT***

Understanding the life history and developmental stages of a non-native species is critical to identifying traits that may be beneficial to its invasion and establishment. Thus, this study aimed to provide a detailed description of embryonic, larval and juvenile development, obtained from induced reproduction of *Pterygoplichthys ambrosettii*. The matrices were captured in Patos lagoon, Ivinheima river, MS, acclimatized and separated. They were then induced to reproduce using pituitary extract. Extrusion occurred about 18 hours after hormonal induction. The main phases of embryogenesis were visualized. The eggs are large (average 3.56 mm), vivid yellow and adhesive, characteristic of species with parental care. Embryonic development was completed in approximately 6 days at 25 °C, resulting in precocious larvae (flexed notochord, pigmented eye, open mouth, and ray-fin). Body development analysis indicated rapid growth by day 9, when young people had a definite adult phenotype. Overall, *P. ambrosettii* showed characteristic early development of sedentary fish and offspring keepers. In the context of the invasion, parental care, short larval period, large and adhesive eggs and precocious larvae can be considered advantageous traits as they ensure greater survival and maintenance of the population.

**Keywords:** Loricariidae; Larval development; Embryogenesis; Biological invasions; Artificial reproduction; Parental care.

## 4.1 INTRODUÇÃO

A embriogênese e o desenvolvimento larval são etapas importantes do processo biológico, pois fornecem informações sobre a biologia, a sistemática e a evolução dos peixes, especialmente de atributos relacionados à ontogenia, alimentação, reprodução e comportamento (Reynalte-Tataje, Zaniboni-Filho, & Muelbert, 2001). Quando este conhecimento está atrelado às espécies invasoras com potencial impacto sobre a comunidade nativa, compreender as fases cruciais da sua história de vida e estratégias de desenvolvimento é substancial para identificar traços ontogênicos vantajosos para a invasão e o estabelecimento (Jumawan et al., 2014).

Loricariidae é considerada a maior família dentro dos Siluriformes com mais de 984 espécies distribuídas em 80 gêneros que ocorrem naturalmente em regiões na América do Sul e América Central (Fricke, Eschmeyer, & Van der Laan, 2019). Dentre estes, espécies do gênero *Pterygoplichthys* têm chamado atenção por sua aparência peculiar e atraente, tornando-se popular na aquariofilia, sendo por este meio, introduzidas em escalas muito além de suas origens (Orfinger & Godding, 2018). Os membros de *Pterygoplichthys* são caracterizados por possuírem entre 9 a 14 raios na nadadeira dorsal, podendo variar intra e interespecificamente (Weber, 1992, 2003; Nico & Martin, 2001), além do corpo coberto por grandes placas ósseas, um único par de barbilhão maxilar e boca ventral para sucção (Covain & Fisch-Muller, 2007). Na identificação em nível específico, o padrão de coloração do corpo, especialmente do abdômen, é um caracter importante na diferenciação (Nico, Butt, Johnston, Jelks, & Walsh, 2012; Bijukumar, Smrithy, Sureshkumar, & George, 2015).

*Pterygoplichthys ambrosettii* é caracterizado por apresentar corpo escuro com manchas brancas em padrão vermiculado e irregularmente unidas na parte ventral (Hossain, Vadas, Ruiz-Carus, & Galib, 2018). Conhecida também pelas sinonímias *Pterygoplichthys anisitsi*, *Liposarcus ambrosettii* e *Liposarcus anisitsi*, esta espécie ocorre em águas continentais da América do Sul, especificamente nas bacias dos rios Uruguai, Paraguai, Bermejo e baixo Paraná (Weber, 2003), com invasão e estabelecimento bem-sucedido na bacia do alto rio Paraná (Silva, em preparação; Garcia, Casimiro, & Orsi, 2012; Garcia, Almeida, Silva e Souza, Britton, & Orsi, 2014; Nobile et al. 2018). Embora vários estudos tenham sido realizados com as populações invasoras de *Pterygoplichthys*, o conhecimento sobre seus estágios iniciais de vida, como a embriogênese e desenvolvimento larval ainda carecem de muita informação. Para *P. ambrosettii* um único estudo foi realizado sobre o comportamento reprodutivo em cativeiro por Cruz & Langeani (2000), no

entanto, estes relatam apenas informações sobre tempo eclosão e absorção do vitelo, sem caracterização do desenvolvimento inicial. A abordagem mais completa neste aspecto, foi realizada por Jumawan, Herrera, & Vallejo (2014), que descreveram o desenvolvimento inicial de *Pterygoplichthys pardalis* nas Filipinas. Recentemente, Collazos-Lasso, Gutiérrez-Espinosa, & Aya-Baquero (2018), apresentaram apenas a resposta reprodutiva de fêmeas de *P. gibbiceps* a diferentes indutores hormonais.

A dificuldade em estudos com esta abordagem está relacionada ao fato das espécies deste gênero apresentarem cuidado parental. Neste tipo de comportamento, os machos constroem ninhos com cerca de 30 a 140 cm de profundidade (Cruz & Langeani, 2000; Lienart, Rodiles-Hernández, & Capps, 2013), onde as fêmeas depositam os ovos em locais seguros, que serão incubados pelos machos até que as larvas livres-natantes deixem a toca, resultando em maior sobrevivência dos primeiros estágios de desenvolvimento (Nico, Loftus, & Reid, 2009). Em campo, é extremamente raro encontrar os ninhos contendo ovos dos loricarídeos, o que impossibilita estudos que contemplem as fases iniciais de vida desses peixes. Ademais, esse tipo de comportamento reprodutivo é bastante complexo e de difícil replicação em condições laboratoriais, sendo incomum desovas espontâneas desses peixes fora do ambiente natural (Mendoza-Alfaro et al., 2009; Jumawan & Herrera, 2014), embora possíveis (Cruz & Langeani, 2000). Deste modo, diante das várias objeções, uma maneira viável de se obter os produtos da reprodução de espécies que exibem cuidado parental, é por meio de técnicas de reprodução induzida em laboratório, que permitem a realização de estudos completos sobre o seu desenvolvimento inicial.

Dessa forma, diante da falta de informações sobre a biologia e a ontogenia de *P. ambrosettii* este estudo teve como objetivo, fornecer uma descrição detalhada do desenvolvimento embrionário, larval e juvenil, obtidos a partir de reprodução induzida. Especificamente objetivou-se (1) descrever a morfometria e os principais eventos do desenvolvimento dos ovos; (2) caracterizar a morfologia geral, caracteres merísticos e principais eventos do desenvolvimento em cada estágio larval e do juvenil; (3) analisar o padrão de crescimento das larvas e juvenis; (4) testar a ocorrência de crescimento diferencial de partes do corpo durante o desenvolvimento inicial.

## 4.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 4.2.1 Reprodução induzida

O protocolo de reprodução induzida de *P. ambrosettii* foi adaptado de Jumawan et al. (2014). A indução foi realizada durante os meses de pico de reprodução (outubro e novembro de 2017), observado para a espécie na bacia do alto rio Paraná (Silva, em preparação). As matrizes foram capturadas com redes de espera de diferentes tamanhos (7, 8, 10, 12 e 14 cm entre nós), entre setembro de 2015 e agosto de 2016 na lagoa dos Patos, rio Ivinheima, MS, Brasil (22°49'22"S; 53°33'10"O). Após a captura as matrizes foram transportadas em caixas providas de oxigenação até o Laboratório de Ecologia Aplicada do Nupelia/Universidade Estadual de Maringá, onde permaneceram aclimatadas, para posterior indução. Os peixes foram mantidos em caixas d'água (1000L), na proporção de dois peixes por caixa, com macrófitas aquáticas e recebendo ração comercial com 28% de proteína bruta.

Devido à ausência de dimorfismo sexual definido para esta espécie, foram coletados 20 indivíduos adultos (CP > 26 cm), pesando entre 500-1000 g. A identificação de fêmeas e machos foi realizada após inspeção visual de possíveis caracteres que poderiam separar os sexos. As fêmeas foram selecionadas com base em seu corpo largo e pesado, abdômen gravídico e papila urogenital avermelhada e inchada, enquanto para os machos as características observadas foram corpo esguio e abdômen plano. A fim de confirmar o sexo dos peixes, foi realizado uma pressão sobre o abdômen para visualizar extrusão de oócitos. Destes, foram selecionados para a indução hormonal os indivíduos que apresentaram visualmente as melhores condições físicas. Sete fêmeas e sete machos receberam uma marcação com fitas coloridas para a identificação individual e em seguida foram pesados para a determinação da dosagem de hormônio a ser aplicada. Para a indução hormonal foi utilizado estrato de hipófise de carpa (CPE-Moana) e tanto os machos quanto as fêmeas receberam apenas uma dose do hormônio na proporção de 5mg/kg de peso corporal, mediante uma aplicação de injeção na cavidade celomática, abaixo da nadadeira peitoral.

Após a aplicação, machos e fêmeas foram colocados separadamente em tanques de 1000L contendo água da torneira desclorada até uma profundidade de 0,6 m. Aproximadamente 14-18 h após a administração do CPE, as fêmeas foram examinadas, aplicando pressão sobre o abdômen para confirmar a ovulação. Após a verificação, iniciou-se a extrusão dos oócitos, os quais foram despejados, mediante massagem abdominal, em uma bandeja de plástico seca. Ao mesmo tempo,

os machos foram anestesiados e eutanasiados por perfuração craniana para em seguida proceder com a retirada dos testículos. Após a extração, os testículos foram macerados e diluídos imediatamente com NaCl a 0,9% para obtenção de uma solução do esperma. Essa solução foi em seguida transferida para uma bandeja plástica contendo os oócitos e misturada durante 30-60 segundos usando uma pena. Aproximadamente 50 mL de água desclorada foram adicionados à tigela para garantir a fertilização. Os ovos fertilizados foram imediatamente transferidos para um aquário de vidro (dimensões 60x42x30 cm) para a incubação, equipado com oxigenação e termostatos mantidos a 25°C. Cerca de 10-15 minutos após a fertilização, os ovos foram verificados quanto a formação do blastodisco. Os ovos não fertilizados foram cuidadosamente retirados dos aquários usando pipetas plásticas.

Os parâmetros físicos e químicos como temperatura (°C), pH, condutividade e oxigênio dissolvido, foram medidos diariamente ao longo da incubação. Durante a embriogênese, as coletas e observações dos ovos foram realizadas a cada 15 minutos na primeira hora, depois a cada 30 minutos até o final da clivagem e 3 vezes ao dia até a eclosão. Durante este período de 3 a 5 ovos foram coletados, fixados em formol a 4% tamponado com carbonato de cálcio, fotografados e realizadas as medidas morfométricas. Ao fim da incubação, houve uma alta mortalidade, restando apenas cinco larvas sobreviventes. Desta forma, as mesmas foram acompanhadas vivas (fotografadas e mensuradas) diariamente, até 11º dia após a eclosão (dpe), depois a cada 7 dias até completar 40º dpe. Assim, os dados de crescimento resultante dos períodos larval e juvenil, foram categorizados como medidas repetidas para posteriores análises.

#### 4.2.2 Desenvolvimento inicial

Os ovos foram classificados de acordo com Nakatani et al. (2001) nos seguintes estágios de desenvolvimento: clivagem inicial, blástula, gástrula, fechamento do blastóporo, embrião inicial, cauda livre, embrião final e eclosão. As variáveis diâmetro total (DO), diâmetro do vitelo (DV) e espaço perivitelino (EP) foram obtidos de ovos em todos os estágios de desenvolvimento. Além disso, o espaço perivitelino foi caracterizado de acordo com sua participação no volume total do ovo (Nakatani et al., 2001).

Os estágios larvais foram classificados de acordo com o grau de flexão da notocorda, segundo Ahlstrom & Ball (1954), modificado por Nakatani et al. (2001) em larval vitelino, pré-flexão, flexão e pós-flexão. Para as medidas morfométricas das larvas, foi utilizado estereoscópico

(Olympus SZ61) com câmera digital acoplada (Opticam LOPT 18003 com 18 mega pixels), conectada a um software computacional OPHTD 3.7 (Opticam Microscopy Technology), onde as medições foram realizadas com precisão 0,01 mm. As seguintes medidas corporais foram realizadas paralelamente ao eixo longitudinal do corpo da larva, de acordo com Ahlstrom, Butler, & Sumida, (1976): comprimento total (CT), comprimento padrão (CP), comprimento do focinho (CF), diâmetro do olho (DOL), comprimento da cabeça (CC), altura da cabeça (AC), altura do corpo (ACO) e distâncias pré-peitoral (FNP), pré-pélvica (FNL), pré-dorsal (FND), pré-anal (FNA), altura do vitelo (AV) e comprimento do vitelo (CV). Para a caracterização merística foram contados, quando visíveis, o número de miômeros total, pré e pós-anal e os raios das nadadeiras peitoral (P), pélvica (L), dorsal (D) e anal (A).

A descrição de cada estágio foi baseada no grau de desenvolvimento e na ocorrência dos principais eventos morfológicos, sendo as larvas sobreviventes fotografadas por meio de um estereoscópico com câmera digital acoplada, conectada à um software OPHTD 3.7 (Opticam Microscopy Technology) e ilustradas no software computacional Corel Draw X8 (versão 18.0, 2016).

#### 4.2.3 Análises dos dados

Uma curva de crescimento de *P. ambrosettii* foi estimada a partir da relação entre comprimento padrão (mm) e idade (dias). No cálculo do coeficiente de crescimento para a cabeça, tronco e cauda, as medidas dessas estruturas foram relacionadas com comprimento padrão das larvas, a fim de verificar mudanças nessas estruturas durante o crescimento e desenvolvimento larval e juvenil (Fuiman, 1983). Para essas estimativas, utilizamos a análise de Modelos Lineares Mistos, uma vez que esta abordagem controla o efeito da interdependência entre as amostras obtidas das mesmas unidades amostrais (medidas repetidas). Os coeficientes de crescimento (valor  $b$  da regressão) foram extraídos da equação  $Y = ax + b$ ,  $x$ , onde  $y$  é a variável dependente (medidas de partes do corpo),  $x$  é a variável independente (comprimento total),  $a$  é o intercepto e  $b$  é o coeficiente de crescimento. Os padrões de alometria e de isometria foram descritos para os estágios de desenvolvimento flexão, pós-flexão e juvenil), de acordo com os valores do coeficiente de crescimento obtidos, ou seja, se  $b < 1$ , crescimento alométrico negativo; se  $b > 1$ , crescimento alométrico positivo; e se  $b = 1$ , crescimento isométrico (Peña & Dumas, 2009).

A análise de Modelos Lineares Mistos foi realizada no software R (R Core Team, 2018), através da função *lmer* do pacote “*lmerTest*” (Kuznetsova, Brockhoff, & Christensen, 2017). O nível de significância estatística adotado foi  $p < 0,05$ .

Este estudo foi conduzido de acordo com protocolos e aspectos éticos e metodológicos para o uso de peixes pelo Comitê de Ética em Uso de Animais. Todos os procedimentos foram aprovados pelo comitê de Ética e Experimentação Animal (CEUA) da Universidade Estadual de Maringá, sob protocolo N° 8049241016.

### 4.3 RESULTADOS

#### 4.3.1 Reprodução induzida

A extrusão de oócitos de *P. ambrosettii* foi possível 18 horas após a aplicação do hormônio. Devido à dificuldade de manuseio e aplicação de pressão no abdômen, foi possível coletar aproximadamente 200-250 oócitos de cada fêmea. Ao serem extrusados, os oócitos apresentaram coloração amarelo vívido. A adesividade dos ovos, foi observada imediatamente após a adição de água ao fluído seminal, com formação de um aglomerado.

Após quatro dias de incubação, foi verificada uma alta mortalidade dos ovos, com poucos sobreviventes à eclosão. Para a descrição do desenvolvimento dos ovos e das larvas sobreviventes, os indivíduos foram divididos em dois períodos: embrionário (fertilização à eclosão) e larval-juvenil (da eclosão até 40 dias após).

#### 4.3.2 Desenvolvimento embrionário

Um total de 128 ovos de *P. ambrosettii* foram analisados. Estes foram caracterizados como esféricos, amarelo vívido e adesivos (Fig. 1). O diâmetro médio do ovo foi de 3,56 mm, enquanto o diâmetro médio do vitelo foi de 3,25 mm (Tabela 1). O espaço perivitelino foi considerado bem restrito (3,4%), com tamanho médio de 0,20 mm.

Tabela 1. Média e desvio padrão das medidas morfométricas realizadas em ovos de *Pterygoplichthys ambrosetti*, obtidos por reprodução induzida.

Variáveis morfológicas (mm)	Dias após fertilização (dpf)				
	1	2	3	4	5
Diâmetro do ovo	3,38±0,13	3,52±0,10	3,36±0,13	3,92±0,52	3,62±0,16
Espaço perivitelino	0,26±0,20	0,23±0,13	0,21±0,09	0,25±0,17	0,10±0,02
Diâmetro do vitelo	3,08±0,22	3,26±0,21	3,03±0,15	3,46±0,28	3,50±0,15

Os ovos fertilizados apresentaram clivagem meroblástica, com o blastoderme restrito a uma pequena área do polo animal. Duas horas pós-fertilização (hpf) o zigoto apresentava blastodisco, polo animal e vegetal definidos. A primeira segmentação que dividiu o blastodisco em dois blastômeros ocorreu em 3 hpf (Fig. 1c e 2). As clivagens subsequentes até 64 blastômeros foi completada em 5 hpf, com formação de blastômeros muito pequenos (Fig. 1h e 2). Na fase de blástula, cerca de 8 hpf, o blastodisco apresentava-se estratificado e alto no pólo animal (Fig. 1i e 2). Na fase de gástrula, verificada por volta de 20 hpf, o blastodisco cobriu metade do vitelo, formando o epiblasto e o hipoblasto, e, em seguida ocorreu o fechamento completo do blastóporo, com 22 hpf (Fig. 1k e 2). A diferenciação das camadas germinativas e escudo embrionário começaram a ser visíveis cerca de 28 hpf, com formação da notocorda, porção cranial e caudal (Fig. 1l e 2). Os sômitos foram observados nitidamente no estágio de embrião inicial, com 34 hpf (Fig. 1m e 2). Neste estágio, também foi possível observar o início dos batimentos cardíacos e da circulação sanguínea, bem visualizados com 46 hpf, juntamente com a região cefálica bem definida (Fig. 1n). O movimento da cauda é visível 70 hpf, mas permanece curvado e confinado dentro do saco vitelino (Fig. 1o e 2). Com aproximadamente 144 hpf (6 dias; 25°C), ocorreram movimentos de contração muscular do corpo e cauda, havendo a ruptura do córion, resultando na eclosão e natação livre das larvas.

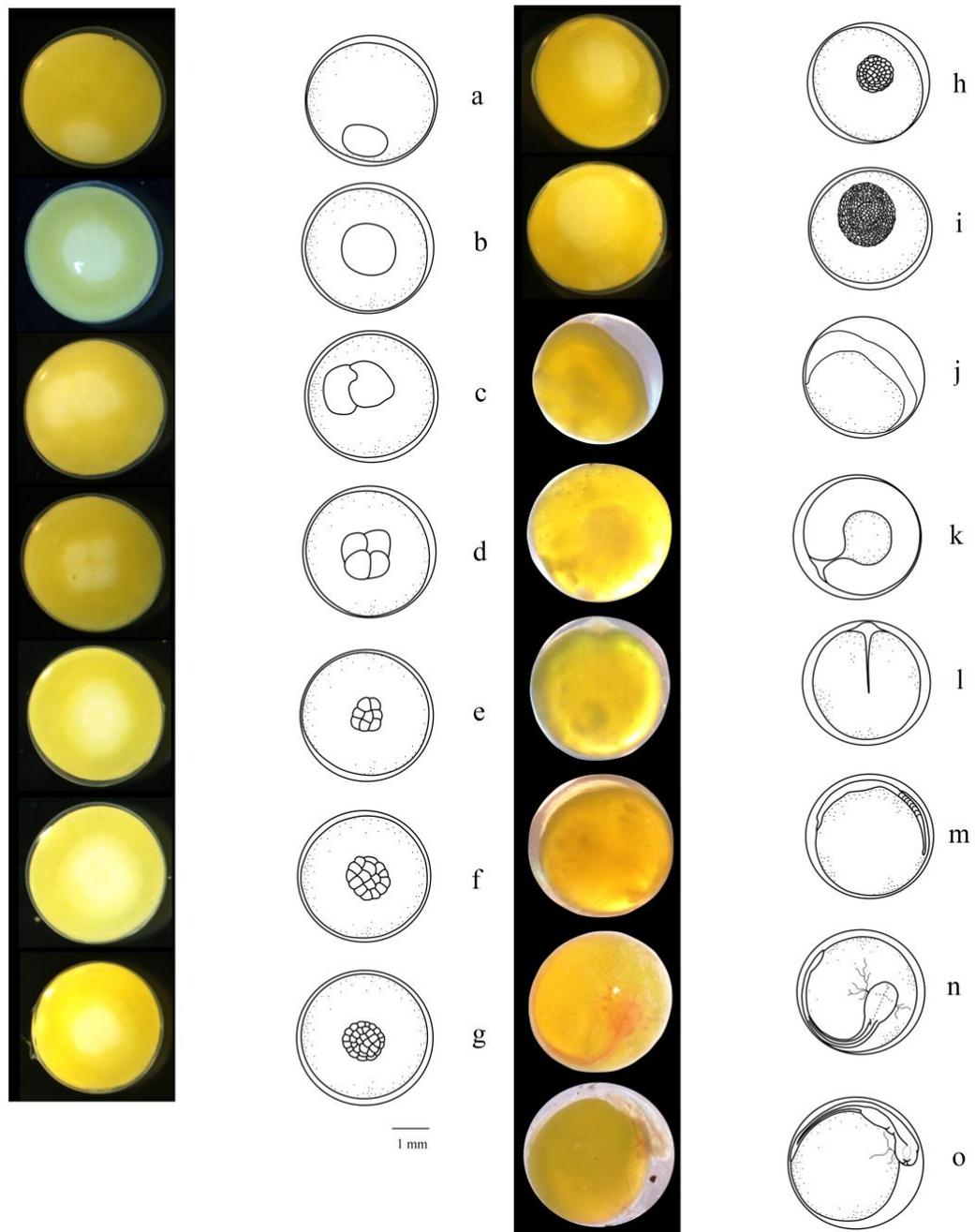


Figura 1. Estágios do desenvolvimento embrionário de *Pterygoplichthys ambrosettii*, obtidos por reprodução induzida. a) ovo fertilizado em fase inicial, com invaginação no polo animal antes da formação do blastodisco; (b) blastodisco; (c) clivagem em 2 células; (d) clivagem em 4 células; (e) clivagem em 8 células; (f) clivagem em 16 blastômeros; (g) clivagem em 32 blastômeros; h) clivagem em 64 blastômeros; i) alta blástula; j) gástrula; k) fechamento do blastóporo; l) formação do escudo embrionário e diferenciação das camadas germinativas; m) formação dos sômitos; n) estágio de nêurula; o) estágio de cauda livre. (Escala = 1 mm). Fonte: Silva, J.C., 2019.

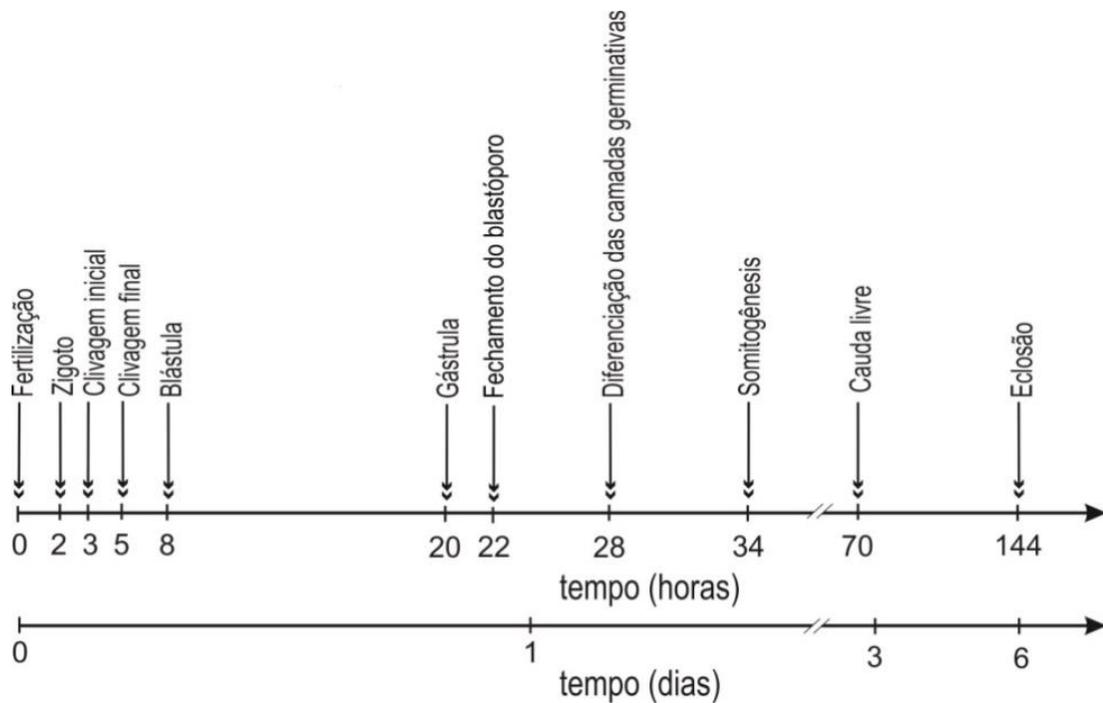


Figura 2. Principais eventos do desenvolvimento embrionário de *Pterygoplichthys ambrosettii* obtido por reprodução induzida em função do tempo (horas/dias).

#### 4.3.3 Desenvolvimento larval

As larvas de *P. ambrosettii* eclodiram seis dias após a fertilização, com comprimento padrão médio de  $7,62 \pm 0,39$  mm (temperatura média de  $25^{\circ}\text{C}$ ) (Tabela 2). O sucesso na sobrevivência das larvas foi muito baixo, assim apenas cinco larvas eclodiram e foram acompanhadas (medidas repetidas) durante seu desenvolvimento, restando somente duas ao final dos 40 dpe. As medidas corporais morfométricas e merísticas estão descritas na tabela 1.

As larvas recém-eclodidas apresentaram a notocorda flexionada, assim, foram caracterizados apenas os estágios de flexão e pós-flexão e o período juvenil (Figura 3 e 4).

Tabela 2. Mínimo (Min), Máximo (Max), Média (X) e desvio padrão (DP) das variáveis morfométricas e merísticas obtidas das larvas e juvenis de *Pterygoplichthys ambrosettii*. FL = flexão; FP = pós-flexão; JUV = juvenil, obtidos por reprodução induzida (25°C) Unidade de medida em milímetros.

Variáveis	Período larval				Período juvenil	
	FL		FP		JUV	
	Min-Max	X±DP	Min-Max	X±DP	Min-Max	X±DP
CT	8,16-12,67	10,21±1,38	12,5-14,81	13,59±0,82	14,75-25,3	18,78±3,05
CP	7,02-10,61	8,73±1,09	10-11,51	10,87±0,57	10,97-21,1	14,41±2,55
CF	0,36-0,89	0,63±0,16	0,69-1,34	0,96±0,26	0,88-3,18	1,79±0,48
DOL	0,52-0,69	0,58±0,06	0,76-0,91	0,82±0,06	0,87-1,53	1,15±0,19
CC	1,81-2,91	2,33±0,36	2,55-3,24	2,93±0,25	3,38-6,10	4,37±0,64
AC	1,76-2,98	2,28±0,37	2,65-3,01	2,81±0,12	2,87-3,11	2,35±0,41
ACO	0,69-1,15	0,88±0,13	1,19-1,45	1,33±0,11	1,29-2,84	1,61±0,36
FNP	2,08-3,04	2,55±0,29	2,35-3,91	3,04±0,52	3,51-6,25	4,39±0,77
FNL	5,36-5,66	5,49±0,13	5,42-6,22	5,75±0,27	5,71-9,91	7,16±1,20
FND	2,55-4,26	3,35±0,56	3,89-7,26	4,84±1,24	5,21-8,46	6,22±0,83
FND	4,45-6,60	5,37±0,72	4,31-7,65	6,43±1,15	8,00-12,16	9,42±1,29
AV	3,27-4,09	3,64±0,28	3,37-3,91	3,59±0,21	3,40-3,80	3,62±0,16
CV	2,09-3,17	2,58±0,3	1,74-2,94	2,74±0,13	1,74-2,63	2,30±0,40
<b>Miômeros</b>						
Pré-anal	16-18	16,63±0,62	NV	NV	NV	NV
Pós-anal	10-11	10,25±0,45	NV	NV	NV	NV
Total	26-29	26,88±0,96	NV	NV	NV	NV
<b>Raios</b>						
P	I+6		I+6		I+6	
L	NV		NV		I-5	
D	I+11		I+11		I+11	
A	I+5		I+5		I+5	

NV= não visualizado; CT= comprimento total; CP= comprimento padrão; CF= comprimento do focinho; DOL= diâmetro do olho; CC= comprimento da cabeça; AC= altura da cabeça; ACO= altura do corpo; FNP= distância focinho-nadadeira peitoral; FNL= distância focinho-nadadeira pélvica; FND= distância focinho-nadadeira dorsal; FNA, distância focinho-nadadeira anal; AV= altura do vitelo; CV=comprimento do vitelo; P= nadadeira peitoral; L= nadadeira pélvica; D= nadadeira dorsal; A= nadadeira anal.

**Estágio de flexão:** No 1º dia pós-eclosão (dpe) as larvas apresentaram saco vitelino com formato globular, amarelo vívido e bem grande (3,27 mm de largura e 2,09 mm de altura) (Tabela 2; Figura 3a e 4). A boca se encontra completamente aberta e as larvas podem ser vistas sugando na superfície sólida do aquário e nadando ativamente. Os barbilhões maxilares estão presentes. O olho é evidente e bem pigmentado. O opérculo está formado e a cavidade branquial contém os primeiros contornos dos arcos sustentados pelos vasos sanguíneos. A pigmentação é ausente no corpo e vitelo. As nadadeiras caudal, dorsal e anal estão presentes, todas com raios formados ou em formação. A nadadeira embrionária (“finfold”) está presente, e se inicia posteriormente a nadadeira anal, contornando o pedúnculo caudal e segue dorsalmente em direção à cabeça, até a extremidade posterior da nadadeira dorsal. A notocorda é visível por transparência e encontra-se flexionada (Figura 3a). No 3º dpe os barbilhões maxilares são mais alongados e as brânquias apresentam maior complexidade (Figura 3b). Observa-se redução contínua do saco vitelino, bem como da “finfold”. Ocorre o delineamento da nadadeira adiposa e a formação da nadadeira peitoral com raios. Os primeiros cromatóforos apresentam forma dendrítica e aparecem na cabeça (Figura 3b e 4). No 4º dpe a pigmentação é evidente em todo o corpo, e também é possível visualizar uma faixa no pedúnculo caudal. A bexiga natatória não é visualizada. Neste estágio as larvas apresentam comprimento padrão médio de  $8,73 \pm 1,09$  mm e número total de miômeros variando de 26 a 28 (pré-anal=10-11 e pós-anal=16-18) (Tabela 2).

**Estágio de pós-flexão:** No 5º dpe a larva se encontra em estágio de pós-flexão, com redução evidente do saco vitelino, surgimento do botão da nadadeira pélvica e abertura do ânus (Figura 3c e 4). No 6º dpe o intestino está enrolado e alongado com partículas digeridas evidentes; o vitelo é bem reduzido. A pigmentação é conspícua por todo o corpo, com aglomerados de cromatóforos dendríticos no tronco e cabeça. Na extremidade da nadadeira caudal, uma pigmentação mais escura começa a surgir (Figura 3c e 4). Neste estágio as larvas apresentam comprimento padrão médio de  $10,87 \pm 0,57$  mm, e os miômeros e notocorda não são mais visíveis (Tabela 2).

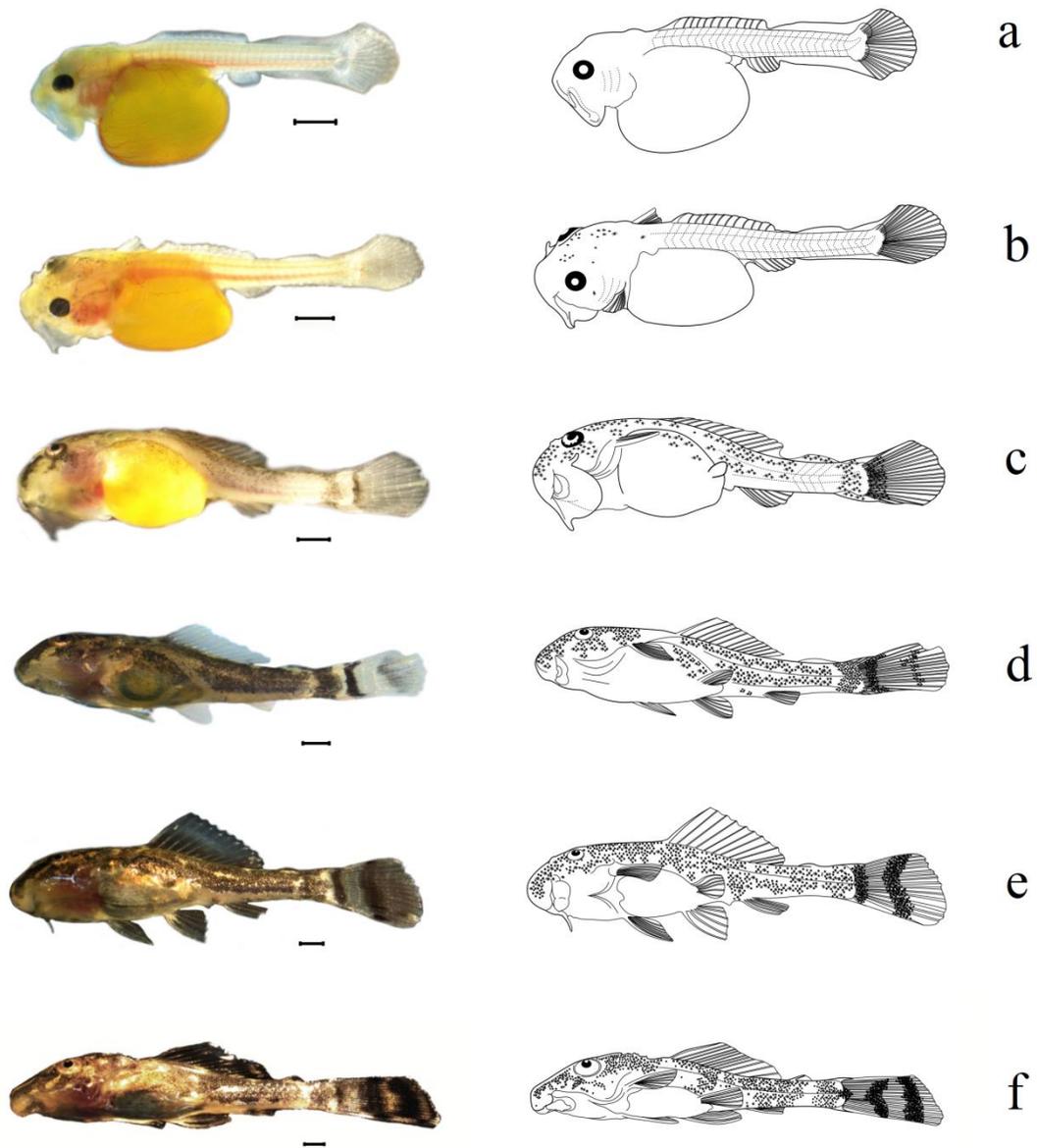


Figura 3. Desenvolvimento inicial de *Pterygoplichthys ambrosettii* obtidos por reprodução induzida (25°C). (A) larva em flexão (9,12 mm); (B) larva em flexão (11,22 mm); (C) larva em pós-flexão (13,40 mm); (D) juvenil (15,88 mm), (E) juvenil (18,66 mm), (F) juvenil (22,45 mm) (Escala = 1 mm). Fonte: Silva, J.C., 2019.

**Juvenil:** No 8º dpe os indivíduos se tornaram juvenis, apresentando raios evidentes em todas as nadadeiras e a absorção total do vitelo (Figura 3d e 4). A pigmentação é intensa e distribuída em toda a extensão do corpo. Na extremidade da nadadeira caudal a pigmentação torna-se mais

evidente. Na parte central desta nadadeira uma outra faixa vertical escura se forma, paralelamente a faixa do pedúnculo (Figura 3d e 4). No 9º dpe todas as nadadeiras apresentam pigmentação e raios segmentados. Um par de barbilhão bem pigmentado. Os espinhos corporais surgem nos flancos dorsais, e o intestino está repleto de alimento (Figura 3). No 11º dpe os pigmentos estão evidentes por todo o corpo. A faixa central da nadadeira caudal se encontra totalmente pigmentada (Figura 3e e 4). Vinte e seis dias após a eclosão, espinho e placas ósseas começam a ser formados, especialmente na região cefálica (Figura 3f e 4). O número de raios das nadadeiras corresponde a: peitoral I+6; pélvica I+5; dorsal I+11 e anal I+5 (Tabela 2).

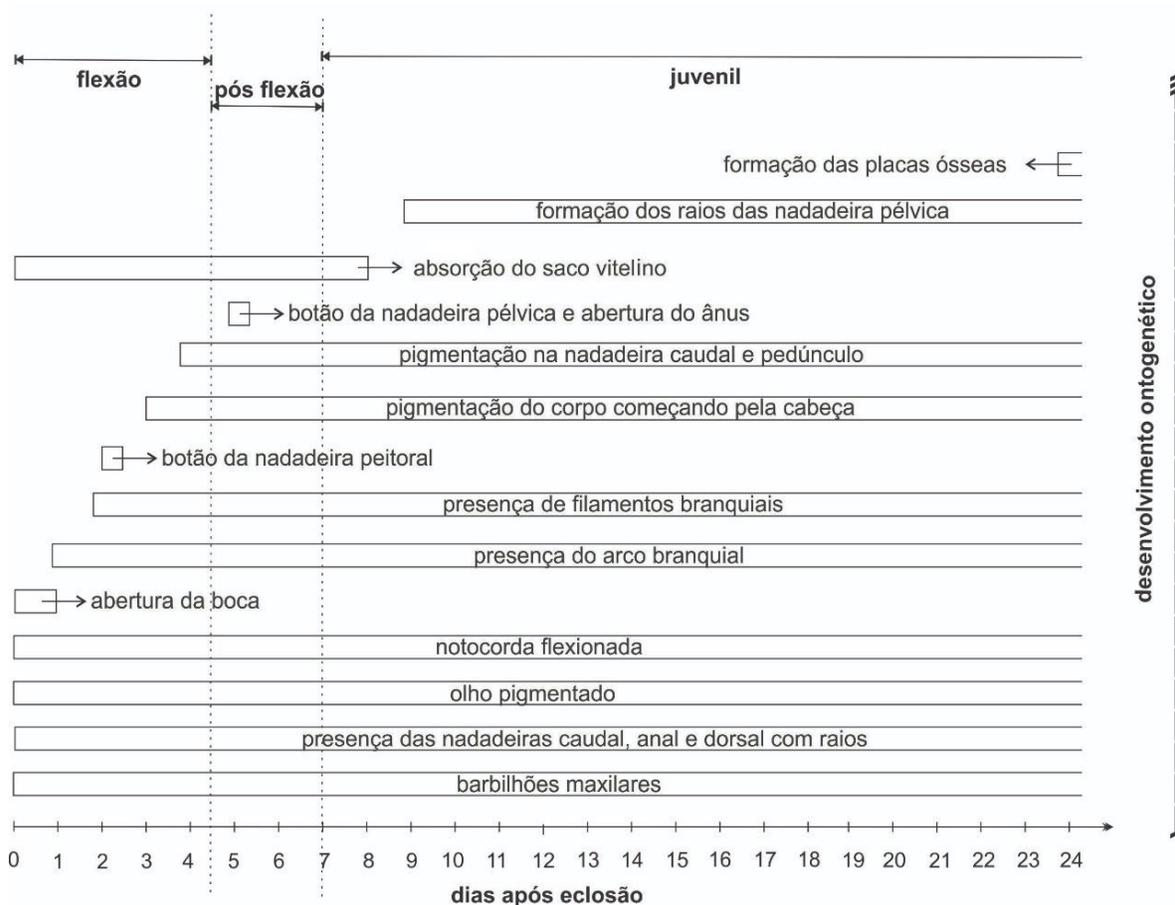


Figura 3. Principais eventos morfológicos observados durante o desenvolvimento larval e juvenil de *Pterygoplichthys ambrosettii* e seus respectivo tempo médio (dias), obtidos por reprodução induzida (25°C).

#### 4.3.4 Análise de crescimento

A relação entre o comprimento padrão e idade das larvas de *P. ambrosettii*, segue um modelo de crescimento logarítmico (Fig. 5), ou seja, inicialmente os indivíduos cresceram rapidamente até a completa absorção do vitelo no 8º dpe, e após esse evento, os indivíduos juvenis, apresentaram crescimento um pouco mais lento. Os exemplares inicialmente com comprimento padrão médio de 7,62 mm, atingiram 17,48 mm após 40 dias da eclosão, apresentando todas as estruturas corporais de um indivíduo adulto.

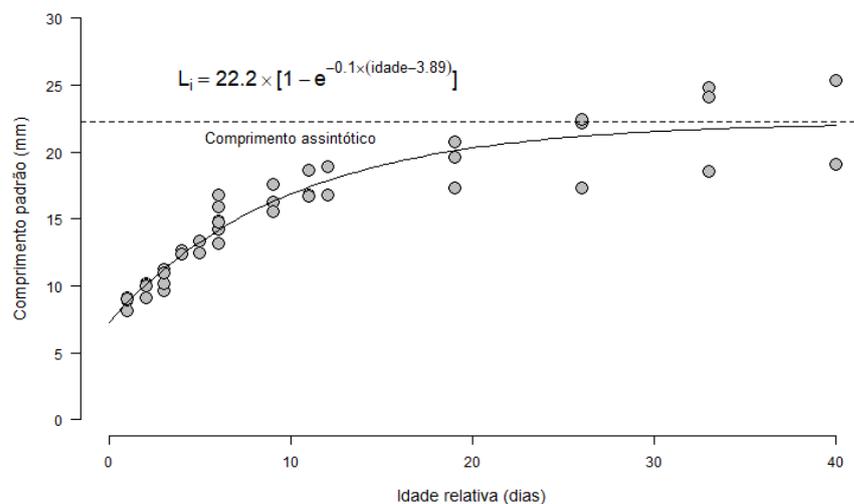


Figura 5. Crescimento de larvas e juvenis de *Pterygoplichthys ambrosettii* estimado a partir da relação entre comprimento padrão (mm) e idade (dias), desde a eclosão até o 40º dpe, obtidos por reprodução induzida (25°C).

O coeficiente de crescimento foi calculado para a cabeça, tronco e cauda nos diferentes estágios de desenvolvimento. Durante o estágio de flexão, *P. ambrosettii* apresentou crescimento alométrico positivo para a cabeça ( $b = 1,08$ ) e a cauda ( $b = 1,53$ ), enquanto que para o tronco o crescimento foi alométrico negativo ( $b = 0,84$ ) (Fig. 6A). No estágio de pós-flexão, manteve-se o crescimento alométrico positivo para a cabeça ( $b = 1,20$ ) e a cauda ( $b = 2,50$ ), e crescimento alométrico positivo para o tronco ( $b = 0,29$ ) (Fig. 6B). No período juvenil o padrão de crescimento se altera, onde a cabeça ( $b = 0,62$ ) e a cauda ( $b = 0,86$ ), passa a apresentar crescimento alométrico negativo, enquanto o tronco ( $b = 1,17$ ) crescimento alométrico positivo (Fig. 6C).

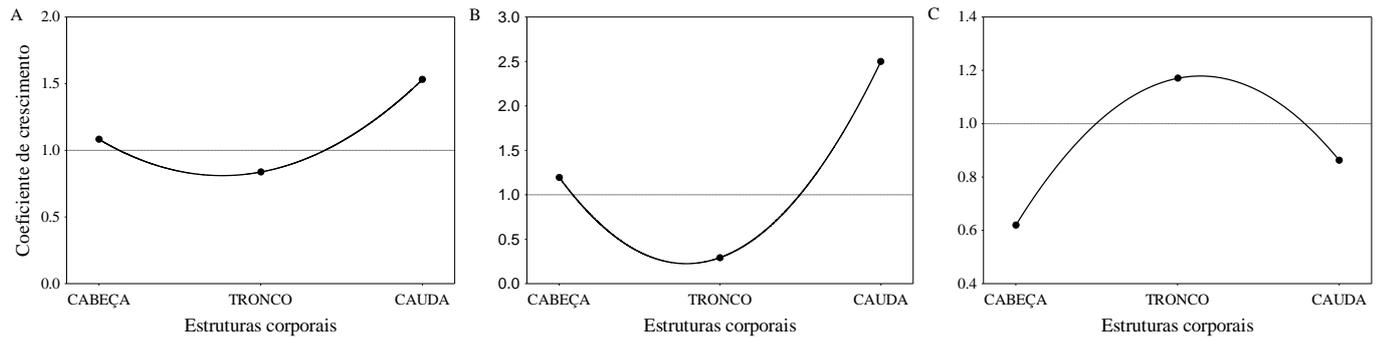


Figura 6. Coeficientes de crescimento da cabeça, tronco e cauda durante o desenvolvimento larval e juvenil de *Pterygoplichthys ambrosettii*. Estágio de flexão (A), pós-flexão (B) e juvenil (C).

#### 4.4 DISCUSSÃO

Este estudo descreve pela primeira vez, o desenvolvimento embrionário e larval de uma espécie invasora de *Pterygoplichthys* na América do Sul. Considerando que o relativo sucesso ou fracasso de uma espécie pode ser determinado em grande parte por eventos que afetam seus estágios iniciais de desenvolvimento, este tipo de estudo se faz necessário no âmbito das invasões biológicas.

A reprodução de *P. ambrosettii* induzida por meio de estrato de hipófise, resultou em fêmeas e machos aptos à reprodução, com extrusão dos oócitos ocorrendo aproximadamente 18 horas após aplicação. Este resultado corrobora o estudo de reprodução artificial realizado com uma população invasora de *P. pardalis* (Jumawan et al. 2014). Por outro lado, *P. gibbiceps* na Colômbia, apresentou resposta ovulatória somente 23,5 horas após o estímulo hormonal (Collazos-Lasso et al. 2018). Apesar do processo de fertilização ter sido bem-sucedido neste estudo (após várias tentativas de indução), houve baixa taxa de sobrevivência à eclosão, resultando apenas em cinco larvas. Jumawan et al. (2014) também relataram essa situação para *P. pardalis*, embora em menores proporções. Este resultado pode estar associado ao extenso período de incubação (6 dias), ausência do cuidado parental durante o período de incubação, adesividade dos ovos ou outras condições físicas presentes nos ninhos, não reproduzíveis em laboratório.

Durante a incubação notou-se um alto grau de adesividade dos ovos, formando uma massa aglomerada, imediatamente após a fertilização. Situação similar foi relatada por Cruz e Langeani (2000), onde massas de até 10 cm foram visualizadas nos ninhos em cativeiro. De acordo com Suzuki, Agostinho, & Winemiller, (2000), os loricarídeos da bacia do rio Paraná, *Loricariichthys* spp., *Loricaria* sp., *Megalancistrus aculeatus* e *Hypostomus ternetzy*, também

apresentaram ovos adesivos. Inclusive, Garcia-Pinto (1984) e Burgess (1989) descrevem que os ovos de *Hypostomus* depositados nos ninhos exibiam uma secreção mucosa que aglomera os ovos e formavam uma massa pegajosa, o que possivelmente resultava em menor abrasão dos ovos dentro do ninho. As espécies congêneres, *P. pardalis* e *P. gibbiceps* também compartilharam dessa característica (Hill & Yanong, 2002; Jumawan et al., 2014). No entanto, Siddique et al. (2016), revelam que em laboratório a aderência dos ovos durante a incubação, diminuem as trocas gasosas e impõe estresse oxidativo nos ovos, e que este fato é um problema para a reprodução artificial de muitas espécies de peixes, pois reduz as taxas de eclosão, e consequentemente baixa sobrevivência. Peixes que cuidam da prole, geralmente constroem ninhos e fornecem ventilação aos ovos, a fim de aumentar a quantidade de oxigênio disponível para os embriões em desenvolvimento (Riehl & Patzner, 1998; Kolm & Ahnesjö, 2005; Secutti & Trajano, 2009). Cruz & Langeani (2000), visualizaram *P. ambrosettii* realizando movimentos vigorosos e ininterruptos com a nadadeira caudal sobre os ninhos. Isso ocorre especialmente com espécies que possuem ovos maiores e com desenvolvimento longo, visto que estes demandam maiores concentrações de oxigênio que os ovos menores (van den Berghe & Gross, 1989; Kolm & Ahnesjö, 2005).

A cor amarela vívida observada nos ovos de *P. ambrosettii* é marcante nos oócitos dos Siluriformes (Sato, Fenerich-Verani, Nuñez, Godinho, & Verani, 2003; Marques, Nakaghi, Faustino, Ganeco, & Senhorini, 2008; da Rocha Perini, Sato, Rizzo, & Bazzoli, 2010), e está associada à presença de pigmentos carotenóides obtidos por meio da alimentação dos progenitores. Estes pigmentos constituem um suprimento de oxigênio endógeno quando o sistema respiratório ainda é ineficiente para obter oxigênio exógeno (Balon, 1977; De Amorim et al., 2009). Esta é uma particularidade relevante, visto que *P. ambrosettii* é muito comum em corpos d'água caracterizados por baixas concentrações de oxigênio (Cruz, Pedretti, & Fernandes, 2009).

Com clivagem meroblástica restrita ao polo animal, o desenvolvimento embrionário de *P. ambrosettii* durou 6 dias (144 horas) a 25 °C. Resultados similares foram relatados por Cruz & Langeani (2000), em reprodução natural de *P. ambrosettii* em cativeiro (4 a 6 dias), por Secutti & Trajano, (2009) para *Ancistrus cryptophthalmus* (~ 6 dias) e por Jumawan et al., (2014) para *P. pardalis* que eclodiu em 7 dias. Por outro lado, para *Rhineleps aspera* a eclosão ocorreu entre 1 e 2 dias (~28.3 a 46 horas) (Sato, Fenerich-Verani, Verani, Godinho, & Sampaio, 1998; Nakatani et al. 2001; da Rocha Perini et al. 2010) e *P. gibbiceps* em aproximadamente 3 dias (70 horas) (Collazos-Lasso et al. 2018). Segundo Baumgartner et al. (2008), o desenvolvimento inicial é bastante variável, não só entre espécies, mas também

podem ser determinados por diversos fatores ambientais, como temperatura, concentrações de oxigênio, pH, etc.

A primeira clivagem ocorreu três horas hpf a 25°C, seguida de sucessivas divisões dos blastômeros, com fechamento do blastopóro ocorrendo a 22 hpf. A identificação deste evento é importante neste processo, pois indica que a fertilização foi bem-sucedida (da Rocha Perini et al. 2010). Após os seis dias de incubação, os ovos sobreviventes eclodiram, com as larvas apresentando características precociais, isso significa que eclodiram bem desenvolvidas, com olhos pigmentados, nadadeiras com raios, boca e ânus funcionais (Balon, 1975). Além disso, é geralmente aceito que o tamanho do ovo e do vitelo influencia a qualidade da prole, uma vez que tanto as evidências correlativas quanto as experimentais mostraram que várias medidas de condicionamento físico estão positivamente relacionadas a esta variável. Os filhotes eclodidos de ovos grandes são relatados como tendo maior sobrevivência, maior resistência à inanição e maior desempenho na natação (Kolm & Ahnesjö, 2005).

A pigmentação da retina antes da eclosão pode estar associada à necessidade de desenvolvimento de um sistema visual funcional antes da primeira alimentação, típico em alguns peixes (Hall, Smith, & Johnston, 2004). No caso de *P. ambrosettii*, este eclode com o olho pigmentado e a boca aberta, sendo observado as larvas recém-eclodidas fixadas no vidro do aquário. No entanto, no caso dessa espécie, o vitelo volumoso (3,27 mm), impede o funcionamento do ânus nos quatro primeiros dias de vida, assim não podemos afirmar que esta estava se alimentando. O mesmo comportamento também foi relatado para as larvas recém-eclodidas de *P. pardalis* (Jumawan et al., 2014). Em função do enorme suprimento fornecido pelo vitelo, a sobrevivência durante os primeiros dias após a eclosão é maximizada (Geerinckx, Verhaegen, & Adriaens, 2008), além disso, permitem às larvas se desenvolverem diretamente, alcançando seu fenótipo definitivo muito cedo ao longo da ontogenia, sem o custo de uma metamorfose (Balon, 1986). Embriões que se desenvolvem por mais tempo, são capazes de competir no habitat adulto (Balon, 1999). Neste cenário os estágios iniciais de *P. ambrosettii*, podem ter vantagem para a invasão, especialmente em relação a alimentação e predação.

O comprimento padrão das larvas recém-eclodidas ( $7,62 \pm 0,35$  mm) foi coerente com o relatado por Cruz & Langeani, (2000) (7,5-9,0 mm SL), e corrobora os tamanhos encontrado para a maioria dos loricariídeos (6-8 mm) (Riehl & Patzner 1998). Especificamente foram registrados para *Ancistrus* cf. *triradiatus* (6,3–7,1 mm SL). (Geerinckx et al., 2008), *A. cryptophthalmus* (9,1 mm SL) (Secutti & Trajano, 2009), *Loricariichthys typus* (8,4 mm SL) (Machado & López-Rojas, 1975) e *P. pardalis* ( $7,86 \pm 0,12$  mm) Jumawan et al 2014). O desenvolvimento morfométrico, refletiu um aumento gradual em todas as variáveis, exceto o

tamanho do vitelo que diminuiu progressivamente. A maioria dos organismos passa por crescimento e desenvolvimento substancial durante o seu ciclo de vida (Sebens, 1987). Além disso, o crescimento e desenvolvimento individual é geralmente dependente da disponibilidade de recursos, variáveis ambientais e traços genéticos. Nos peixes a morfogênese e a diferenciação são muito intensas durante os estágios iniciais de vida e o crescimento das larvas é otimizado para aumentar a aptidão (Fukuhara, 1992; Kolm & Ahnesjö, 2005). Os resultados aqui apresentados, evidenciaram que no 8º dpe o vitelo foi completamente absorvido. Em estudo anterior com *P. ambrosettii*, este evento ocorreu entre quatro a seis dias (Cruz & Langeani, 2000). Por outro lado, esse resultado corrobora Jumawan et al. (2014), onde *P. pardalis* também absorveu o vitelo em 8 dpe. Para *A. cryptophthalmus* Secutti & Trajano (2009), relatam que, o vitelo foi absorvido em aproximadamente 7 dpe. No extremo, *Ancistrus* cf. *triradiatus* leva 22 dias para a absorção completa do saco vitelino (Geerinckx et al., 2008). Para ambos *Ancistrus*, o estágio embrionário é seguido diretamente pelo período juvenil, sem um verdadeiro estágio larval.

No caso de *P. ambrosettii*, este apresenta estágios larval de flexão e pós-flexão, embora sejam bem abreviados, denotam rápidas transformações morfológicas. O período juvenil pode ser observado no 9º dpe, onde todas as nadadeiras estavam formadas e os indivíduos apresentavam um fenótipo adulto. O crescimento ocorreu de maneira exponencial neste período, onde a cauda e cabeça apresentaram crescimento alométrico positivo. A capacidade de nadar cedo é uma vantagem seleta para as larvas, permitindo-lhes fazer um esforço direcionado para evitar predadores ou consumir presas preferenciais, aumentando assim a sobrevivência (Fuiman, 1983). Neste sentido, um crescimento mais acentuado da nadadeira caudal no início do desenvolvimento é primordial para sua performance. O crescimento da cabeça também é enfatizado, visto que nos estágios iniciais de vida, ossos da mandíbula superior ainda não estão totalmente funcionais, assim a maior força de sucção da boca pode estar relacionada a cabeça (Osse, 1990), o que implica em um crescimento mais rápido dessa estrutura corporal nas fases iniciais de desenvolvimento (Geerinckx et al., 2008). Posteriormente, na fase juvenil nota-se uma mudança brusca de padrão, onde o crescimento alométrico positivo se concentra no tronco, e o investimento em tamanho é priorizado. Segundo Huysentruyt, Moerkerke, Devaere, & Adriaens (2009), a cronologia das mudanças alométricas está relacionada à cronologia de eventos importantes da história inicial de vida e, portanto, refletiria uma resposta ontogênica evolutiva às demandas funcionais em cada fase.

No geral, *P. ambrosettii* apresentou desenvolvimento inicial característico de peixes sedentários e guardadores de prole, com ovos grandes, fecundidade moderada, espaço

perivitelino restrito, desenvolvimento direto, vitelo denso e grande e larvas precociais (Nakatani et al., 2001; Kolm & Ahnesjö, 2005; Rizzo, Sato, Barreto, & Godinho, 2002). Alguns loricarídeos também compartilham dessas características como *Hypostomus*, *Megalancistrus aculeatus*, *Hypostomus ternetzy*, *Loricariichthys platymetopon*, *Loricariichthys spixii*, *Ancistrus cryptophthalmus*, *Hypostomus auroguttatus* e *Neoplecostomus microps* (Mazzoni & Caramaschi, 1997; Suzuki et al., 2000; Nakatani et al. 2001; Duarte et al., 2007; Secutti & Trajano, 2009; Gomes, Araújo, Do Nascimento, & Sales, 2015; Brito, Lazzarotto, & Caramaschi, 2016).

Os resultados aqui apresentados denotam importantes características no desenvolvimento embrionário e ontogênese larval de *P. ambrosettii*. Espécies invasoras que exibem cuidado parental podem ser consideradas vantajosas no contexto de assegurar a sobrevivência do ovo até o período juvenil. Embora, neste estudo tenha se observado os estágios larvais de flexão e pós-flexão, eles são breves, resultando em um indivíduo com fenótipo adulto em apenas 9 dias após a eclosão. Além disso, evidenciamos características que podem ser vantajosas para o seu potencial de invasão, como adesividade dos ovos, que permite maior sucesso de eclosão; capacidade do embrião em tolerar ambientes com baixa concentrações de oxigênio (pigmentos carotenoides) e estado precocial das larvas à eclosão, como olhos pigmentados, capacidade de sucção e nadadeiras desenvolvidas, conferindo uma maior aptidão à sobrevivência no ambiente natural.

## REFERÊNCIAS

- Ahlstrom, E. H., & Ball, O. P. (1954). Description of eggs and larvae of jack mackerel (*Trachurus symmetricus*) and distribution and abundance of larvae in 1950 and 1951. US: Government Printing Office.
- Ahlstrom, E. H., Butler, J. L., & Sumida, B. Y. (1976). Pelagic stromateoid fishes (Pisces, Perciformes) of the eastern Pacific: kinds, distributions, and early life histories and observations on five of these from the northwest Atlantic. *Bulletin of marine science*, 26(3), 285–402.
- Balon E. K. (1999) Alternative ways to become juvenile or a definitive phenotype (and on some persisting linguistic offenses). *Environmental Biology of Fishes*, 56: 17–38.
- Balon, E. K. (1975). Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 32(6), 821–864.
- Balon, E. K. (1977). Early ontogeny of *Labeotropheus* Ahl, 1927 (Mbuna, Cichlidae, Lake Malawi), with a discussion on advanced protective styles in fish reproduction and development. *Environmental Biology of Fishes*, 2(2), 147–176.
- Balon, E. K. (1986). Types of feeding in the ontogeny of fishes and the life-history model. In *Contemporary studies on fish feeding: the proceedings of GUTSHOP'84* (pp. 11–24). Springer, Dordrecht.
- Baumgartner, G., Nakatani, K., Gomes, L. C., Bialezki, A., Sanches, P. V., & Makrakis, M. C. (2008). Fish larvae from the upper Paraná River: do abiotic factors affect larval density? *Neotropical Ichthyology*, 6(4), 551–558.
- Bijukumar, A., Smrithy, R., Sureshkumar, U., & George, S. (2015). Invasion of South American suckermouth armoured catfishes *Pterygoplichthys* spp. (Loricariidae) in Kerala, India-a case study. *Journal of Threatened Taxa*, 7(3), 6987–6995.
- Brito, M. F. G., Lazzarotto, H., & Caramaschi, E. P. (2016). Life-history features of a rapids-dwelling loricariid catfish from Atlantic forest streams, Brazil. *Biota Neotropica*, 16(2), 1–7.
- Burgess, W. E. (1989). *An atlas of freshwater and marine catfishes. A preliminary survey of the Siluriformes*. Neptune City: TFH Publications.
- Collazos-Lasso, L. F., Gutiérrez-Espinosa, M. C., & Aya-Baquero, E. (2018). Induced reproduction of the sailfin pleco, *Pterygoplichthys gibbiceps* (Kner, 1854) (Pisces: Loricariidae). *Aquaculture, Aquarium, Conservation & Legislation*, 11(3), 724–729.

- Covain, R., & Fisch-Muller, S. (2007). The genera of the Neotropical armored catfish subfamily Loricariinae (Siluriformes: Loricariidae): a practical key and synopsis. *Zootaxa*, 1462(1), 1–40.
- Cruz, A. L., & Langeani, F. (2000). Comportamento reprodutivo do cascudo *Liposarcus anisitsi* (Eigenmann & Kennedy, 1903) (Ostariophysi: Loricariidae: Hypostominae) em cativeiro. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia*, 13, 109–115.
- Cruz, A. L., Pedretti, A. C. E., & Fernandes, M. N. (2009). Stereological estimation of the surface area and oxygen diffusing capacity of the respiratory stomach of the air-breathing armored catfish *Pterygoplichthys anisitsi* (Teleostei: Loricariidae). *Journal of Morphology*, 270(5), 601–614.
- da Rocha Perini, V., Sato, Y., Rizzo, E., & Bazzoli, N. (2010). Biology of eggs, embryos and larvae of *Rhinelepis aspera* (Spix & Agassiz, 1829) (Pisces: Siluriformes). *Zygote*, 18(2), 159–171.
- De Amorim, M. P., Gomes, B. V. C., Martins, Y. S., Sato, Y., Rizzo, E., & Bazzoli, N. (2009). Early development of the silver catfish *Rhamdia quelen* (Quoy & Gaimard, 1824) (Pisces: Heptapteridae) from the São Francisco River Basin, Brazil. *Aquaculture Research*, 40(2), 172–180.
- Duarte, S., Araújo, F. G., Sales, A., & Bazzoli, N. (2007). Morphology of gonads, maturity and spawning season of *Loricariichthys spixii* (Siluriformes, Loricariidae) in a subtropical reservoir. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 50(6), 1019–1032.
- Fricke, R., Eschmeyer, W. N. & Van der Laan, R. (eds) 2019. Eschmeyer's Catalog of Fishes: Genera, Species, References. Disponível em: <<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>>. Acesso em 24 fevereiro de 2019.
- Fuiman, L. A. (1983). Growth gradients in fish larvae. *Journal of Fish Biology*, 23(1), 117–123.
- Fukuhara, O. (1992). Study on the development of functional morphology and behavior of the larvae of eight commercially valuable teleost fishes. *Contributions to the fisheries researches in the Japan Sea Block*, 25, 1–113.
- Garcia-Pinto, L., Quinones-Gonzales, G. & Friso, G. (1984). Biología reproductiva de *Hypostomus watwata* (Osteichthyes, Loricariidae), armadillo pintado del Lago de Maracaibo. *Boletín Técnico*, 3, 21.

Garcia, D. A. Z., Almeida, F. S., Silva e Souza, Â. T., Britton, J. R., & Orsi, M. L. (2014). Invasion characteristics of *Pterygoplichthys ambrosettii* (Holmberg, 1893) in the lower Paranapanema River, Brazil. *Journal of Applied Ichthyology*, 30(5), 1041–1044.

Garcia, D. A. Z., Casimiro, A. C. R., & Orsi, M. L. (2012). Introduction of the armored catfish, *Pterygoplichthys ambrosettii* (Holmberg, 1893), in a large effluent of the Upper Paraná River Basin. *Journal of Applied Ichthyology*, 28(1), 138–139.

Geerinckx, T., Verhaegen, Y., & Adriaens, D. (2008). Ontogenetic allometries and shape changes in the suckermouth armoured catfish *Ancistrus* cf. *triradiatus* Eigenmann (Loricariidae, Siluriformes), related to suckermouth attachment and yolk-sac size. *Journal of Fish Biology*, 72(4), 803–814.

Gomes, I. D., Araújo, F. G., Do Nascimento, A. A., & Sales, A. (2015). Equilibrium reproductive strategy of the armored catfish *Hypostomus auroguttatus* (Siluriformes, Loricariidae) in a tropical river in Southeastern Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 98(1), 249–260.

Hall, T. E., Smith, P., & Johnston, I. A. (2004). Stages of embryonic development in the Atlantic cod *Gadus morhua*. *Journal of morphology*, 259(3), 255–270.

Hill, J. E., & Yanong, R. P. (2002). *Freshwater ornamental fish commonly cultured in Florida*. Circular 54, Institute of Food and Agriculture Sciences, University of Florida, USA, 6.

Hossain, M., Vadas, R., Ruiz-Carus, R., & Galib, S. M. (2018). Amazon Sailfin Catfish *Pterygoplichthys pardalis* (Loricariidae) in Bangladesh: A critical review of its invasive threat to native and endemic aquatic species. *Fishes*, 3(14), 1–12.

Huysentruyt, F., Moerkerke, B., Devaere, S., & Adriaens, D. (2009). Early development and allometric growth in the armoured catfish *Corydoras aeneus* (Gill, 1858). *Hydrobiologia*, 627(1), 45–54.

Jumawan, J. C., & Herrera, A. A. (2014). Ovary morphology and reproductive features of the female suckermouth sailfin catfish, *Pterygoplichthys disjunctivus* (Weber 1991) from Marikina River, Philippines. *Asian Fisheries Science*, 27(1), 75–89.

Jumawan, J. C., Herrera, A. A., & Vallejo Jr, B. (2014). Embryonic and larval development of the suckermouth sailfin catfish *Pterygoplichthys pardalis* from Marikina River, Philippines. *EurAsian Journal of BioSciences*, (8).

- Kolm, N., & Ahnesjö, I. (2005). Do egg size and parental care coevolve in fishes? *Journal of Fish Biology*, 66(6), 1499–1515.
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B. & Christensen, R. H. B. (2017). “lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models.” *Journal of Statistical Software*, 82, 1–26.
- Lienart, G. D. H., Rodiles-Hernández, R., & Capps, K. A. (2013). Nesting burrows and behavior of nonnative catfishes (Siluriformes: Loricariidae) in the Usumacinta-Grijalva Watershed, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 58(2), 238–244.
- Machado, A., & López-Rojas, H. (1975). Etapas del desarrollo de *Loricariichthys typus* (Bleeker) 1864 (Osteichthyes, Siluriformes, Loricariidae) [pez de agua dulce]. *Acta Biológica Venezolana*, 9 (1) p. 93–119.
- Marques, C., Nakaghi, L.S.O., Faustino, F., Ganeco, L.N. & Senhorini, J.A. (2008). Observation of the embryonic development in *Pseudoplatystoma coruscans* (Siluriformes: Pimelodidae) under light and scanning electron microscopy. *Zygote* 16, 333–42.
- Mazzoni, R. & E. P. Caramaschi. 1995. Size structure, sex ratio and onset of sexual maturity of two species of *Hypostomus*. *Journal of Fish Biology*, 47: 841–849.
- Mendoza-Alfaro, R., Fisher, J. P., Courtenay, W., Martínez, C. R, Orbe-Mendoza, A., Gallardo, C. E.,... and Balderas, S. C. (2009). Trinational risk assessment guidelines for aquatic alien invasive species. Test cases for the snakeheads (Channidae) and armored catfishes (Loricariidae) in North American inland waters. Quebec: Commission for Environmental Cooperation Montreal.
- Nakatani, K., Agostinho, A. A., Baumgartner, G., Bialletzki, A., Sanches, P. V., Makrakis, C. M. & Pavanelli, S. C. (2001) *Ovos e larvas de peixes de água doce: desenvolvimento e manual de identificação*. Maringá: Eduem.
- Nico, L. G., & Martin, R. T. (2001). The South American suckermouth armored catfish, *Pterygoplichthys anisitsi* (Pisces: Loricariidae), in Texas, with comments on foreign fish introductions in the American Southwest. *The Southwestern Naturalist*, 46(1), 98–104.
- Nico, L. G., Butt, P. L., Johnston, G. R., Jelks, H. L., Kail, M., & Walsh, S. J. (2012). Discovery of South American suckermouth armored catfishes (Loricariidae, *Pterygoplichthys* spp.) in the Santa Fe River drainage, Suwannee River basin, USA. *BioInvasions Record*, 1(3), 179–200.
- Nico, L. G., Loftus, W. F., & Reid, J. P. (2009). Interactions between non-native armored suckermouth catfish (Loricariidae: *Pterygoplichthys*) and native Florida manatee (*Trichechus*

*manatus latirostris*) in artesian springs. *Aquatic Invasions*, 4(3), 511–519.

Nobile, A. B., Lima, F. P., Freitas-Souza, D., Queiroz, J., Garcia, D. A. Z., Orsi, M. L., & Vidotto-Magnoni, A. P. (2018). Distribution of non-native suckermouth armoured catfish *Pterygoplichthys ambrosettii* in the upper Paraná River basin, Brazil. *Journal of Fish Biology*, 92(4), 1198–1206.

Orfinger, A. B. & Goodding, D. D. (2018). The global invasion of the suckermouth armored catfish genus *Pterygoplichthys* (Siluriformes: Loricariidae): Annotated list of species, distributional summary, and assessment of impacts. *Zoological Studies*, 57, 1–16.

Osse, J. W. M. (1990). From changes in fish larvae in relation to changing demands of function. *Netherlands Journal of Zoology*, (1–2).

Peña, R., & Dumas, S. (2009). Development and allometric growth patterns during early larval stages of the spotted sand bass *Paralabrax maculatofasciatus* (Percoidei: Serranidae). *Scientia Marina*, 73(S1), 183–189.

R Development Core Team. (2018). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.

Reynalte-Tataje, D., Zaniboni-Filho, E., & Muelbert, B. (2001). Stages of the embryonic development of the piavuçu *Leporinus macrocephalus* (Garavello & Britski, 1988). *Acta Scientiarum*, 23(4), 823–827.

Riehl, R., & Patzner, R. A. (1998). Minireview: the modes of egg attachment in teleost fishes. *Italian Journal of Zoology*, 65(S1), 415–420.

Rizzo, E., Sato, Y., Barreto, B. P., & Godinho, H. P. (2002). Adhesiveness and surface patterns of eggs in neotropical freshwater teleosts. *Journal of Fish Biology*, 61: 615–632.

Sato, Y., Fenerich-Verani, N., Nuñez, A.P.O., Godinho, H.P. & Verani, J.R. (2003). Padrões reprodutivos de peixes da bacia do São Francisco. In *Águas, peixes e pescadores do São Francisco das Minas Gerais* (eds. Godinho, H.P. & Godinho, A.L.), pp. 229–74. Belo Horizonte: CNPq/PADCT, Editora PUC Minas.

Sato, Y., Fenerich-Verani, N., Verani, J. R., Godinho, H. P., & Sampaio, E. V. (1998). Induced reproduction and reproductive characteristics of *Rhinelepis aspera* Agassiz, 1829 (Osteichthyes: Siluriformes, Loricariidae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 41(3), 6.

- Sebens, K. P. (1987). The ecology of indeterminate growth in animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1), 371–407.
- Secutti, S., & Trajano, E. (2009). Reproductive behavior, development and eye regression in the cave armored catfish, *Ancistrus cryptophthalmus* Reis, 1987 (Siluriformes: Loricariidae), breed in laboratory. *Neotropical Ichthyology*, 7(3), 479–490.
- Siddique, M. A. M., Psenicka, M., Cosson, J., Dzyuba, B., Rodina, M., Golpour, A., & Linhart, O. (2016). Egg stickiness in artificial reproduction of sturgeon: an overview. *Reviews in Aquaculture*, 8(1), 18-29.
- Suzuki, H. I., Agostinho, A. A., & Winemiller, K. O. (2000). Relationship between oocyte morphology and reproductive strategy in loricariid catfishes of the Paraná River, Brazil. *Journal of fish biology*, 57(3), 791–807.
- van den Berghe, E. P. & Gross, M. R. (1989). Natural selection resulting from female breeding competition in a Pacific salmon (coho: *Onchorhynchus kisutch*). *Evolution* 43, 125–140
- Weber, C. (1992). Revision du genre *Pterygoplichthys* sensu lato (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). *Revue fr. Aquariol.*, 19(1), 1–36.
- Weber, C. (2003). Subfamily Hypostominae (armored catfishes). In R. E. Reis, S. O., Kullander & C. J. Ferraris, Jr. (Eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*, Porto Alegre, RS: EDIPUCRS.

## 5 ESPÉCIE DE PEIXE INVASORA ALTERA A CICLAGEM DE NUTRIENTES COM EFEITOS SOBRE A ESTRUTURA DA COMUNIDADE: UMA ABORDAGEM EXPERIMENTAL

### RESUMO

1. Os peixes desempenham importante papel na ciclagem de nutrientes nos ecossistemas aquáticos e podem afetar significativamente a sua dinâmica, com consequências sobre a produtividade primária, comunidades planctônicas e macrófitas aquáticas. Dependendo das concentrações, o nitrogênio e o fósforo podem limitar os produtores ou desencadear um processo de eutrofização em ecossistemas lênticos.
2. Neste estudo testou-se a hipótese de que ocorre efeito da abundância de *Pterygoplichthys ambrosettii* sobre a ciclagem desses nutrientes, com consequentes implicações na estruturação das comunidades. Para isso foi conduzido um estudo experimental com duração de 30 dias, onde a construção dos mesocosmos foi baseada nas características do local invadido por esta espécie.
3. As variáveis abióticas pH, oxigênio dissolvido e condutividade elétrica foram influenciadas pelos tratamentos, bem como o nitrogênio e fósforo que foram fortemente alterados pelas maiores abundâncias de peixes.
4. As concentrações de nutrientes alteraram a dinâmica das comunidades, com efeitos diretos sobre as concentrações de clorofila-*a* e biomassa das macrófitas *Eichhornia crassipes*, que por sua vez se relacionaram positivamente com o fósforo; e *Hydrilla verticillata* sofreu influência de ambos os nutrientes. A densidade de protozooplâncton foi afetada somente pelos tratamentos, enquanto a sua composição exibiu pontos de mudanças de espécies ao longo do gradiente nutricional, alterado pela abundância de *P. ambrosettii*.
5. Como previsto, a abundância de *P. ambrosettii* desencadeou mudanças nas funções ecossistêmicas, resultando em um ambiente tipicamente eutrofizado, com baixa oxigenação, elevada condutividade elétrica, altas concentrações de nitrogênio e fósforo, dominado por fitoplâncton e macrófitas aquáticas e baixa diversidade de espécies protozooplanctônicas. Assim, estudos sobre as consequências das invasões em componentes do funcionamento do ecossistema são primordiais e urgentes no embasamento das medidas de manejo e mitigação de seus impactos, e até de possíveis erradicações.

**Palavras-chave:** Invasão de espécies, *Pterygoplichthys ambrosettii*, Comunidades planctônicas, Eutrofização.

## 5 INVASIVE FISH SPECIES ALTERS THE NUTRIENT CYCLING WITH EFFECTS ON THE COMMUNITY STRUCTURE: AN EXPERIMENTAL APPROACH

### ABSTRACT

1. Fish play an important role in nutrient cycling in aquatic ecosystems and can significantly affect their dynamics, with consequences for primary productivity, planktonic communities and aquatic macrophytes. Depending on concentrations, nitrogen and phosphorus may limit producers or trigger a process of eutrophication in lentic ecosystems.
2. This study tested the hypothesis that there is an effect of abundance of *Pterygoplichthys ambrosettii* on the cycling of these nutrients, with consequent implications for the structuring of communities. For this, a 30-day experimental study was conducted, where the construction of the mesocosms was based on the characteristics of the site invaded by this species.
3. The abiotic variables pH, dissolved oxygen and electrical conductivity were influenced by the treatments, as well as nitrogen and phosphorus that were strongly altered by the greater abundance of fish.
4. Nutrient concentrations altered community dynamics, with direct effects on chlorophyll-*a* and biomass concentrations of *Eichhornia crassipes* macrophytes, which were positively related to phosphorus; and *Hydrilla verticillata* were influenced by both nutrients. The protozooplankton density was affected only by the treatments, while its composition exhibited species change points along the nutritional gradient, altered by the abundance of *P. ambrosettii*.
5. As predicted, *P. ambrosettii* abundance triggered changes in ecosystem functions, resulting in a typically eutrophic environment with low oxygenation, high electrical conductivity, high concentrations of nitrogen and phosphorus, dominated by phytoplankton and aquatic macrophytes and low species diversity. protozooplanktonics. Thus, studies on the consequences of invasions on components of ecosystem functioning are paramount and urgent in the basis of management measures and mitigation of their impacts, and even possible eradication.

**Keywords:** Invasion of species, *Pterygoplichthys ambrosettii*, Plankton communities, Eutrophication.

## 5.1 INTRODUÇÃO

Os peixes desempenham importante papel na ciclagem de nutrientes nos ecossistemas aquáticos e podem afetar significativamente a sua dinâmica, com consequências sobre a produtividade primária e demais comunidades (Vanni, 2002). Uma vez que estes organismos consomem, liberam e transportam taxas variáveis de nutrientes, eles podem criar *hotspots* espaciais de reciclagem de nutrientes e mudar a estrutura das comunidades em graus variados através da liberação, remineralização ou sequestro de nutrientes por mecanismos de excreção, bioturbação ou predação (Vanni, 2002; McIntyre et al., 2008).

Nos ambientes aquáticos, alterações na dinâmica dos nutrientes provocadas pelos peixes afetam principalmente as comunidades planctônicas como fitoplâncton e zooplâncton, bem como as macrófitas aquáticas (Akhurst et al., 2017; Semchenko et al., 2017). Deste modo, as atenções se concentram na dinâmica do nitrogênio e fósforo, pois estes são os nutrientes com maior probabilidade de limitar os produtores primários (Marois et al., 2015), e consequentemente, os níveis tróficos superiores em um processo de reação em cadeia (Onandia et al., 2015). Por outro lado, quando em altos níveis podem desencadear um processo de eutrofização em ecossistemas lênticos (Schindler et al., 2008).

Entender quais fatores controlam a produtividade dos ecossistemas naturais e qual o papel ecológico das espécies de peixes neste processo é um desafio importante na ecologia. No entanto, poucos estudos empíricos quantificam explicitamente os impactos sobre o ciclo de nutrientes causados por uma determinada espécie, especialmente as não-nativas. Invasões biológicas são amplamente reconhecidas como um componente significativo das mudanças ambientais (Strayer, 2010; Gozlan et al., 2010). Os aumentos globais no número e na extensão geográfica das invasões representam uma grande ameaça à biodiversidade nativa nos ecossistemas de água doce (Dudgeon et al., 2006; Simberloff et al., 2013; Latombe et al., 2017), especialmente quando as espécies invasoras exercem influência sobre a dinâmica dos nutrientes com consequências à comunidade, os impactos podem ser irreversíveis.

Neste contexto as espécies pertencentes ao gênero *Pterygoplichthys*, têm ganhado destaque, especialmente em estudos com enfoque nos impactos ambientais em função do seu alto grau de perturbação nos ecossistemas invadidos em todo o mundo (Orfinger & Goodding, 2018). Algumas espécies desse gênero, quando em altas densidades nos locais invadidos, formam agregações de indivíduos e alteram drasticamente as condições dos nutrientes do ecossistema, gerando áreas de *hotspots* biogeoquímicos (Capps & Flecker, 2013a, 2013b). Ainda, de acordo com Capps & Flecker (2013a), *Pterygoplichthys* são caracterizados por uma

estequiometria corporal única. Como o efeito da estequiometria na dinâmica de nutrientes pode ser nutriente-específico, o invasor pode funcionar como remineralizador de um nutriente, enquanto funciona como um sumidouro para outros, alterando as concentrações de nutrientes em habitats invadidos (Vanni, 2002). No caso de *Pterygoplichthys*, estudos demonstram que este funciona como um sumidouro para fósforo e uma rede remineralizadora de nitrogênio (Capps & Flecker, 2013b).

*Pterygoplichthys ambrosettii* (Holmberg, 1893), nativa das bacias do rio Paraguai, médio e baixo rio Paraná (Weber, 2003), é considerada invasora no alto rio Paraná, sendo um dos loricarídeos mais abundantes nesses ambientes (Júlio-Júnior et al., 2009). Evidências indicam que a principal via de propágulo desta espécie tenha sido o aquarismo, resultando em solturas desinformadas em locais não-nativos (Garcia et al. 2012; Nobile et al., 2018). Segundo Duggan et al. (2006), os peixes mais populares nos comércios de aquário, como *Pterygoplichthys*, são os mais propensos a serem introduzidos e estabelecidos em habitats de água doce. No entanto, pouco se conhece sobre os potenciais efeitos desses invasores nos processos ecossistêmicos em sistemas aquáticos naturais.

Apesar do recente progresso na biologia da invasão, um entendimento mais completo dos impactos dos invasores e dos mecanismos pelos quais eles ocorrem é essencial para o gerenciamento das introduções, uma vez que estas podem levar a mudanças em escala multiníveis, como populações, estrutura da comunidade e processos ecossistêmicos, em magnitudes inimagináveis (Hoover et al., 2004; Johnson et al., 2009). Assim, considerando o alto potencial de invasibilidade de *P. ambrosettii* (Silva et al. em preparação), neste estudo testou-se a hipótese de que ocorre efeito da sua abundância populacional sobre a ciclagem de nutrientes (nitrogênio e fósforo) na coluna d'água, e consequentes implicações sobre a dinâmica das comunidades. Para isso foi conduzido um estudo experimental baseado nas características encontradas em ambientes lênticos de uma planície de inundação neotropical invadida por esta espécie, em relação ao sedimento, vegetação aquática e comunidades planctônicas. Desse modo, considerou-se as seguintes predições: 1) maiores abundâncias de *P. ambrosettii* (tratamentos), resultarão em aumento de nitrogênio e fósforo na coluna d'água; 2) as alterações na dinâmica dos nutrientes causarão em efeitos diretos sobre a produção primária com aumento do fitoplâncton na coluna d'água; 3) as macrófitas flutuantes aquáticas e comunidade protozooplanctônica.

## 5.2 MÉTODOS

### 5.2.1 Desenho experimental

Vinte mesocosmos de fibrocimento com volume útil de 135 L (0,50 m largura, 0,65 m comprimento), foram utilizados como unidades experimentais, simulando as condições das lagoas naturais da planície de inundação do alto rio Paraná. O estudo experimental foi conduzido por um período de 30 dias, de novembro a dezembro de 2016, no Laboratório de Ecologia Aplicada do Nupélia/Universidade Estadual de Maringá.

Os mesocosmos foram abastecidos com água de poço semi-artesiano e de abastecimento, tratada com solução de tiosulfato de sódio (15 mL por mesocosmos) para a neutralização do cloro. Foram mantidos com circulação contínua de água na proporção de 10% do volume total por dia. A entrada e a saída da água eram individuais e posicionadas em lados opostos.

Para simular as condições encontradas no ambiente natural, quanto ao substrato, estruturação e organismos plânctônicos, cada mesocosmo foi abastecido com uma camada de 5 cm de sedimento, macrófitas aquáticas e inoculados com 500 ml de água, todos provenientes de lagoas naturais da planície. Todo o processo de montagem e preparação dos mesocosmos ocorreram sete dias antes da estocagem dos peixes.

As macrófitas utilizadas foram a flutuante *Eichhornia crassipes* (Pontederiaceae) e a submersa *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae), conhecidas pela alta dominância em toda a área da planície do alto rio Paraná (Thomaz et al., 2009; Sousa et al. 2009, 2011; Souza et al., 2017). Anteriormente a distribuição das macrófitas nos mesocosmos, as mesmas foram enxaguadas, para remoção da epifauna associada, e pesadas, em lotes, em balança analítica (0,01 g), para a padronização da biomassa em cada unidade. Em seguida, 50 gramas de *H. verticillata* foram plantadas em potes plásticos no fundo de cada mesocosmo. Para a *E. crassipes*, foi utilizada uma quantidade de biomassa que estruturasse aproximadamente 50% da superfície de cada unidade, o que representou um peso médio de 355 gramas por mesocosmo. Ao término do experimento, o mesmo procedimento de pesagem foi realizado a fim de se obter a biomassa final (g) de ambas as macrófitas.

Quanto aos peixes, foram utilizados 40 juvenis de *P. ambrosetii*, com comprimento padrão médio de 9,02 cm, provenientes de piscicultura comercial, os quais tiveram a confirmação taxonômica realizada por especialistas. Estes foram mantidos em tanques por alguns dias antes da estocagem para garantir aclimação e sobrevivência. Nas condições experimentais, os peixes foram aclimatados nos mesocosmos durante um período de 24 horas.

Anteriormente à estocagem, os indivíduos foram pesados (balança analítica- 0,01g) e medidos o comprimento total e padrão (mm). Os indivíduos que morreram no decorrer do primeiro dia do experimento, foram substituídos por um outro espécime.

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, sendo no total cinco tratamentos (abundância de peixes) com quatro repetições cada: tratamento A- controle (sem peixe), tratamento B- (um peixe), tratamento C- (dois peixes), tratamento D- (três peixes) e tratamento E- (quatro peixes).

#### *Declaração de ética*

Este estudo foi conduzido de acordo com protocolos e aspectos éticos e metodológicos para o uso de peixes pelo Comitê de Ética em Uso de Animais. Todos os procedimentos foram aprovados pelo comitê de Ética e Experimentação Animal (CEUA) da Universidade Estadual de Maringá, sob protocolo N° 8049241016.

#### 5.2.2 Variáveis mensuradas

Ao longo do experimento foi realizado o monitoramento das variáveis abióticas a cada cinco dias, sendo mensurados o pH, a condutividade elétrica ( $\mu\text{S}/\text{cm}$ ) e o oxigênio dissolvido ( $\text{mg}/\text{L}$ ), por meio de aparelhos digitais e portáteis. A temperatura da água foi medida diariamente às 8:00 e 16:30 h, utilizando um termômetro de mercúrio graduado de 0 a 50°C.

Cinco variáveis resposta foram mensuradas: concentração de nitrogênio total ( $\mu\text{g}/\text{L}$ ), fósforo total ( $\mu\text{g}/\text{L}$ ), clorofila-*a* ( $\mu\text{g}/\text{L}$ ), densidade de protozooplâncton (indivíduos/ $\text{m}^3$ ) e biomassa das macrófitas (g). As variáveis resposta foram medidas em cada mesocosmo a cada cinco dias, com exceção da biomassa das plantas, as quais foram pesadas apenas no início e término do experimento.

Para quantificar a concentração de nitrogênio total (N) e fósforo total (P), foram coletadas 400 mL de água no centro de cada mesocosmo a 0,10 m de profundidade. As amostras foram congeladas a -5 °C, para posterior análise. As metodologias de processamento para nitrogênio total e fósforo total seguiram Mackereth et al. (1978) e Bergamin et al. (1978), respectivamente.

Para quantificação do fitoplâncton na coluna d'água (medido como clorofila-*a*), 400 mL de água foi coletada de cada mesocosmo a 0,10 m de profundidade, sendo em seguida filtrada em bomba de sucção com micro-filtro de fibra de vidro, com 47 mm de diâmetro. Posteriormente, as concentrações de clorofila-*a* foram quantificadas através da extração com

acetona 90% e leitura em espectrofotômetro, com comprimento de onda a 663 nm e 750 nm acidificadas com ácido clorídrico (HCl) 0,1N e não acidificadas, segundo a metodologia proposta por Golterman et al. (1978).

Amostras adicionais de água foram coletadas a cada cinco dias para estimar a densidade de protozooplâncton. Em cada mesocosmo foram retirados 250 mL de água em cinco locais uniformemente distribuídos abaixo da superfície, formando uma amostra de 1.250 L, a qual foi homogeneizada e, em seguida, foram retirados 250 mL, os quais foram filtrados em rede de malha de 20  $\mu\text{m}$  e concentrados em 10 mL de formol a 4%, tamponado com carbonato de cálcio. A abundância do protozooplâncton, expressa em termos de indivíduos/ $\text{m}^3$ , foi determinada através de uma sub-amostra de 2,5 mL, a qual foi analisada sob microscópio óptico (Olympus Cx31) com 10–40 $\times$  de magnificação, onde todos os indivíduos presentes foram contados e identificados de acordo com literatura especializada, a maioria em nível de gênero (Paggi, 1973, 1976; Reid, 1985; Matsumura-Tundisi, 1986; Paggi, 1989, 1995; Segers, 1995; De Smet, 1997; Elmoor-Loureiro, 1997; Lansac-Tôha et al., 2002).

Todas as coletas e medições foram realizadas entre 8 e 10 horas da manhã para minimizar os impactos da variabilidade diurna.

### 5.2.3 Análises dos dados

#### *Variáveis abióticas*

As condições abióticas iniciais da água (pH, condutividade elétrica, oxigênio dissolvido e temperatura) foram assumidas como sendo iguais, pois todos os mesocosmos foram montados simultaneamente para assegurar condições iniciais semelhantes. Ao longo do experimento, essas variáveis foram monitoradas e as respectivas medidas comparadas entre os tratamentos através da análise de Modelos Lineares Mistos para medidas repetidas, uma vez que a mensuração das variáveis foi realizada periodicamente nas mesmas unidades amostrais, ao longo dos 30 dias de experimentação. As variáveis abióticas foram tratadas como variável resposta, enquanto o fator tratamento (abundância de peixes) foi considerado como efeito fixo e o fator tempo (dias das amostragens), como efeito aleatório.

#### *Nutrientes, clorofila-a e densidade de protozooplâncton nos mesocosmos*

Os efeitos da abundância de *P. ambrosettii* (tratamentos) sobre as concentrações de nutrientes (N e P), foram testados também através da Análise de Modelos Lineares Mistos (para medidas repetidas). Para este fim, as concentrações de nutrientes (N e P) foram considerados como variável resposta, o tratamento como efeito fixo e o tempo como efeito aleatório.

Posteriormente, caso constatado efeito dos tratamentos sobre os nutrientes (N e P), um Modelo Linear Misto para medidas repetidas foi realizado para verificar a influência dos nutrientes sobre a concentração de fitoplâncton e a densidade de protozooplâncton. Neste caso, para cada modelo a concentração de fitoplâncton ou a densidade de protozooplâncton foram consideradas como variável resposta, o tratamento como efeito fixo, os nutrientes como covariável e o tempo como efeito aleatório. Ainda, no caso do modelo para a densidade de protozooplâncton, a clorofila-*a* também foi adicionada como uma covariável, pois esta pode exercer influência na abundância deste grupo. Uma abordagem de seleção *backward* foi usada para excluir modelos com covariáveis não significativas. Os Modelos Lineares Mistos foram executados através da função *lmer* do pacote “lmerTest” (Kuznetsova et al., 2017).

#### *Biomassa das macrófitas*

Como a biomassa das plantas foi mensurada apenas no início e no final do experimento, os efeitos dos nutrientes sobre essa variável foram testados por meio da Análise de Covariância (ANCOVA), considerando os tratamentos como fator categórico e os nutrientes incluídos como covariável. O teste de homogeneidade das inclinações foi realizado previamente para verificar se as inclinações da variável independente em função da biomassa da macrófita era comparável nos cinco tratamentos. No entanto, o tratamento foi um fator não significativo ( $p > 0,05$ ) para ambos os tipos de macrófitas. Assim, foi realizada uma Análise de Regressão Simples utilizando a biomassa de macrófitas como variável dependente e os nutrientes (N e P) como variável independente contínua. Uma ANOVA também foi utilizada para verificar diferenças na biomassa das macrófitas entre o tempo inicial e final do experimento. Os dados de biomassa foram transformados em raiz quadrada para atender aos pressupostos de normalidade e homocedasticidade. Um teste de Shapiro-Wilk ( $p < 0,05$ ) confirmou a normalidade dos resíduos para atender as suposições da ANOVA (Kéry & Hatfield, 2003). Ambas as análises, ANCOVA e ANOVA, foram realizadas através da função *aov* e a regressão pela função *lm* do pacote “vegan” (Oksanen et al., 2018).

#### *Composição de protozooplâncton*

Para sumarizar a composição da comunidade protozooplanctônica entre os tratamentos, foi realizada a análise de ordenação NMDS (Escalonamento Multidimensional Não-métrica), baseado em uma matriz de similaridade com índice de Bray-Curtis (Bray & Curtis, 1957; Clarke, 1993), através da função *metaMDS* do pacote “vegan” (Oksanen et al., 2018).

Para testar possíveis diferenças significativas na composição do protozooplâncton entre o grupo pré-definido (tratamentos), a Análise de Variância Permutacional Multivariada (PERMANOVA) foi computada utilizando o índice de Bray-Curtis, com 999 permutações aleatórias (Anderson, 2001), através da função *adonis* do pacote “vegan”. Se significativo, foi aplicado um teste pareado *a posteriori*, para verificar quais tratamentos diferem entre si, através da função *pairwise.adonis* do pacote “pairwiseAdonis” (Arbizu, 2017). Além disso, uma análise Indval (Análise de espécie indicadora) foi utilizada para identificar as espécies que contribuíram para as diferenças entre os tratamentos (Dufrene & Legendre, 1997). A função *indval* do pacote “labdsv” foi utilizada para esta finalidade (Roberts, 2016).

Por último, uma técnica chamada Análise de Taxa Indicadores de Limiares (TITAN) foi usada para detectar pontos de mudanças na composição de espécies ao longo do gradiente de concentração de nitrogênio e fósforo. TITAN é uma técnica não paramétrica, que utiliza pontuações de espécies indicadoras para integrar ocorrência, abundância e direcionalidade de respostas das espécies à um gradiente ambiental (Baker & King, 2010). Para cada valor dentro do gradiente, os dados são divididos em dois grupos: um grupo consiste em táxons presentes em valores mais baixos (z-) e outro grupo constitui grupos taxonômicos presentes em valores mais altos (z+) ao longo do gradiente. A análise TITAN foi realizada por meio do pacote “TITAN2” (Baker et al. 2015).

As análises de Modelos Lineares Mistos, ANCOVA, ANOVA, Regressão Linear, NMDS, PERMANOVA, Indval e TITAN foram todas realizadas no software R (R Core Team, 2018), adotando nível de significância estatística  $p < 0,05$ . Os gráficos foram construídos com o pacote “ggplot2” (Wickham, 2016), também no software R.

## 5.3 RESULTADOS

### 5.3.1 Variáveis abióticas

Diferenças significativas entre os tratamentos foram obtidas para o pH ( $F= 8,44$ ;  $p < 0,001$ ), oxigênio dissolvido ( $F= 51,99$ ;  $p < 0,001$ ) e condutividade elétrica ( $F= 24,75$ ;  $p < 0,001$ ), especialmente o tratamento A (controle) em relação aos demais (B, C, D e E) (Tabela 1 e Figura 1). O pH e o oxigênio dissolvido apresentaram maiores valores no tratamento A, enquanto para condutividade um padrão inverso foi observado, com menores valores para o controle e maiores para o tratamento E. A temperatura apresentou pouca variação, no entanto, o tratamento A e E foram estatisticamente similares ( $F= 4,72$ ;  $p = 0,001$ ) (Figura 1).

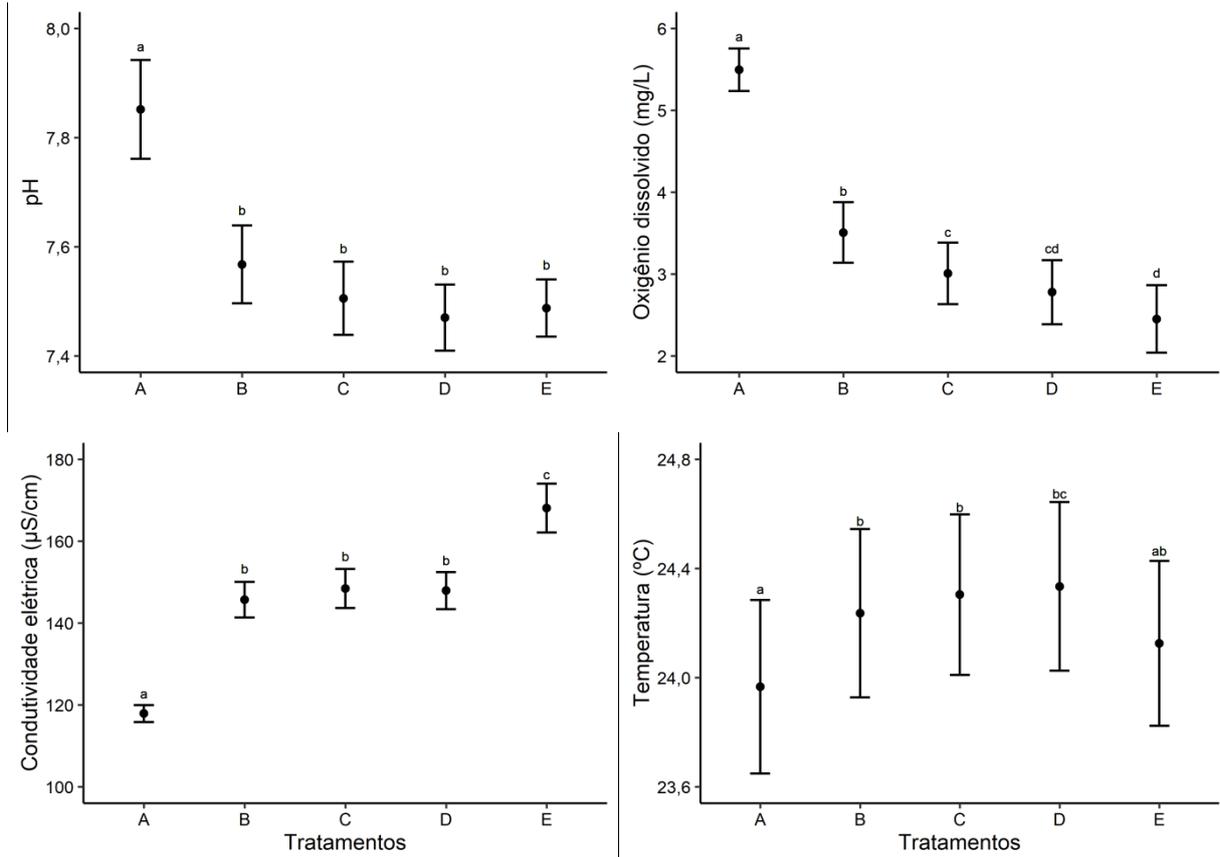


Figura 1. Média  $\pm$  erro padrão das variáveis abióticas pH, oxigênio dissolvido (mg/L), condutividade elétrica ( $\mu$ S/cm) e temperatura ( $^{\circ}$ C) entre os tratamentos (A = controle; B = 1 peixe; C = 2 peixes; D = 3 peixes; E = 4 peixes). Médias com letras iguais não diferem entre si ( $p > 0,05$ ).

### 5.3.2 Resposta dos nutrientes aos tratamentos

Após controlar o tempo, por meio da Análise de Modelos Lineares Mistos, as concentrações de nitrogênio e fósforo foram significativamente diferentes entre os tratamentos (Figura 2 e Tabela 1), sendo mais pronunciadas para os tratamentos A e B em relação ao tratamento E. Dese modo, foi evidente que o nitrogênio e fósforo apresentaram valores mais elevados nos mesocosmos com as maiores densidades de *P. ambrosetti* (APÊNDICE B- Figura 1 e 2).

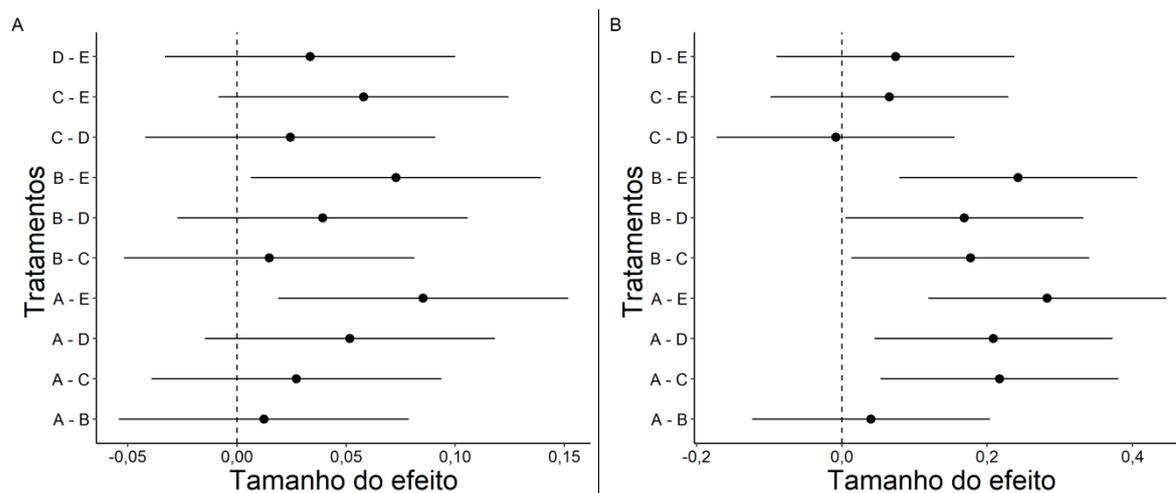


Figura 2. Tamanho do efeito para comparação pareada das médias ajustadas dos tratamentos para o Nitrogênio (A) e Fósforo (B), resultantes do Modelo Linear Misto. Considera-se pares de tratamento significativamente diferentes ( $p < 0,05$ ), as barras que não se sobrepõem à linha pontilhada (0). Barras de erro indicam um nível de confiança de 95%.

### 5.3.3 Efeitos dos nutrientes sobre as variáveis respostas

Para a concentração de clorofila-*a*, o modelo de melhor ajuste incluiu apenas a concentração de fósforo como covariável significativa (Tabela 1). O modelo de melhor ajuste para a densidade de protozooplâncton não teve nenhuma covariável com efeito significativo, apenas o tratamento (Tabela 1)

Tabela 1. Resultados derivados dos Modelos Linear Mistos para medidas repetidas, para cada variável resposta e suas covariáveis associadas. Resultados significativos em negrito ( $p < 0,05$ ). GL= graus de liberdade. AIC = Critério de Akaike.

Modelo	Efeito fixo	GL	F	<i>p</i>	AIC
Fósforo	Tratamento	4, 129	8,34	<b>0,000</b>	23,60
Nitrogênio	Tratamento	4, 129	3,82	<b>0,005</b>	-220,75
Clorofila- <i>a</i>	Tratamento	4, 134,50	1,52	0,20	
	Nitrogênio	1, 134,64	2,47	0,12	
	Fósforo	1, 125,77	82,77	<b>0,000</b>	139,65
	Tratamento x Nitrogênio	4, 134,91	1,09	0,36	
	Tratamento x Fósforo	4, 137,29	1,99	0,09	
Protozooplâncton	Tratamento	4, 113,94	2,66	<b>0,03</b>	117,65
	Nitrogênio	1, 118,69	0,1979	0,66	
	Fósforo	1, 120	2,4117	0,12	

Clorofila-a	1, 116,92	0,1246	0,72
Tratamento x Nitrogênio	4, 114,8	1,0618	0,38
Tratamento x Fósforo	4, 115,48	1,4444	0,22
Tratamento x Clorofila-a	4, 115,16	1,0925	0,36

Dessa forma, a clorofila-*a* foi correlacionada positivamente com a concentração de fósforo, que por sua vez apresentou concentrações mais elevadas nos tratamentos com maior densidade de peixes (Figura 3). Para a densidade protozooplânctônica, não houve um padrão consistente entre os tratamentos. No entanto, vale ressaltar que a densidade foi menor no tratamento com maiores densidades de peixes (tratamento E) (Figura 3).

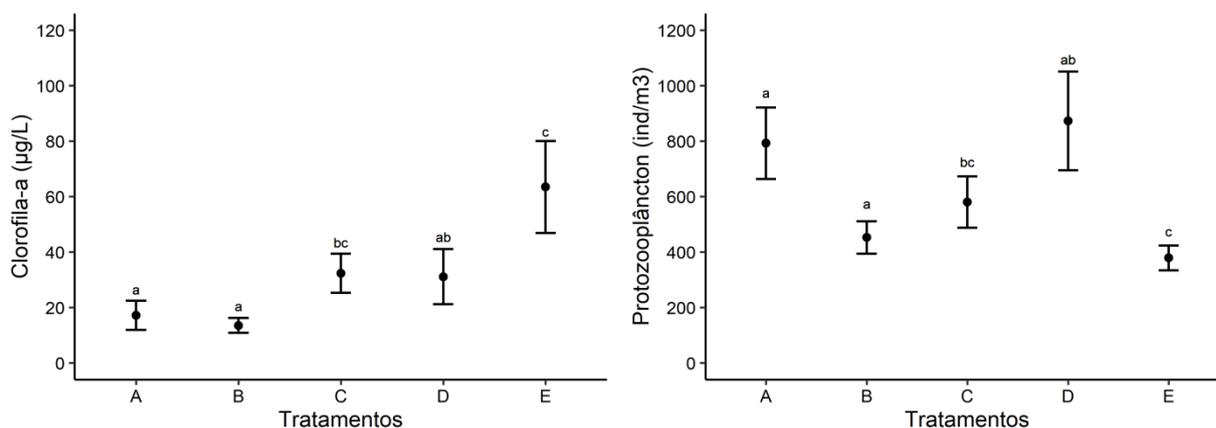


Figura 3. Média±erro padrão dos valores brutos da concentração de clorofila-*a* (µm/L) e densidade de protozooplâncton (ind/m³) em cada tratamento (A = controle; B = 1 peixe; C = 2 peixes; D = 3 peixes; E = 4 peixes).

A análise de regressão mostrou efeitos diretos dos nutrientes sobre a biomassa das macrófitas. *Eichhornia crassipes* apresentou relação positiva significativa apenas com o fósforo ( $F_{1-38} = 12,7$ ;  $p = 0,001$ ), enquanto *H. verticillata* esteve relacionada positivamente com ambos os nutrientes, nitrogênio ( $F_{1-38} = 7,88$ ;  $p = 0,008$ ) e fósforo ( $F_{1-38} = 14,94$ ;  $p < 0,001$ ) (Figura 4).

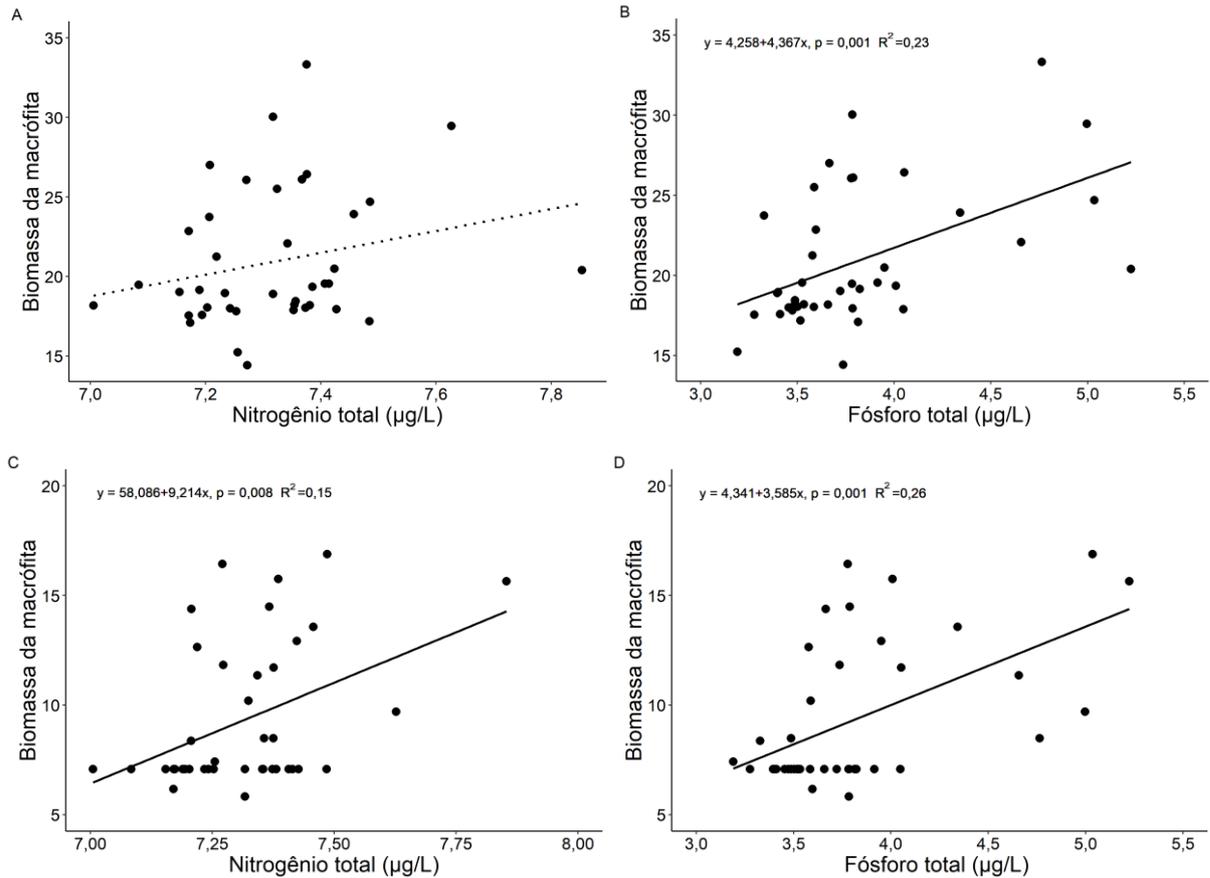


Figura 4. Análise de regressão linear simples entre a concentração de nutrientes (nitrogênio e fósforo) e a biomassa de macrófitas: (A-B) *Eichhornia crassipes* e (C-D) *Hydrilla verticillata*. Linha sólida = resultado significativo ( $p < 0,05$ ).

O efeito dos nutrientes pode ser observado no aumento da biomassa total entre o início e o término do experimento, com diferenças significativas para ambas as macrófitas, *E. crassipes* (ANOVA,  $F_{1-38}=186,8$ ;  $p < 0,0001$ ) e *H. verticillata* (ANOVA;  $F_{1-38}=107,3$ ,  $p < 0,0001$ ). Para *E. crassipes*, houve um aumento de 63% de sua biomassa inicial, enquanto para a submersa *H. verticillata* o aumento foi de 75% (Figura 5).

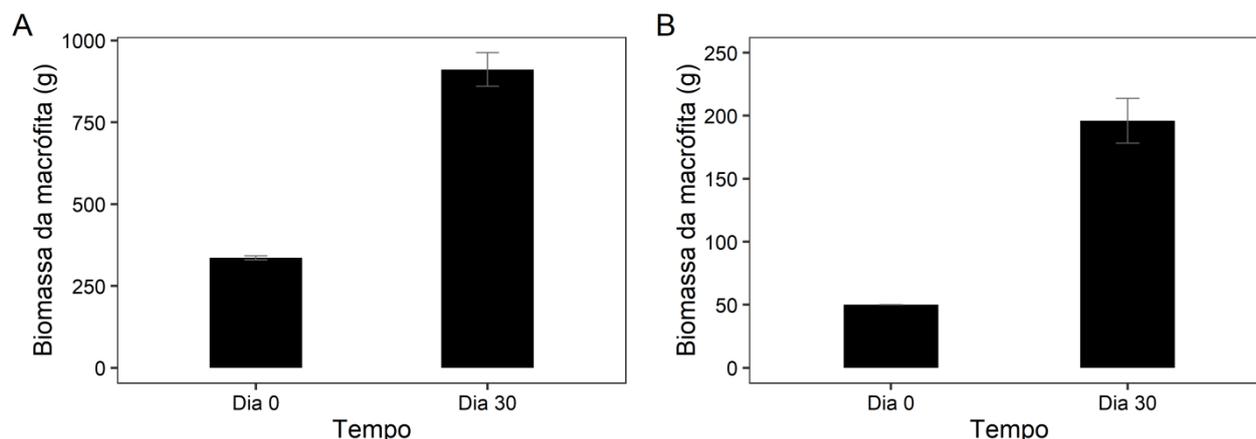


Figura 5. Média±erro padrão da biomassa das macrófitas A) *Eichhornia crassipes* e B) *Hydrilla verticillata* no início e final do experimento (tempo em dias).

A PERMANOVA atestou diferenças significativas na composição protozooplânctônica entre os tratamentos (pseudo-F = 3,48;  $p < 0,001$ ) (Tabela 1).

Tabela 1. Resultados das comparações pareadas da PERMANOVA para composição protozooplânctônica entre os tratamentos. Valores de  $p$  obtidos usando 999 permutações. Valores em negrito indicam diferenças significativas ( $p < 0,05$ ).

Pares de tratamento	F	R <sup>2</sup>	$p$
A x B	6,392	0,106	<b>0,001</b>
A x C	5,060	0,086	<b>0,001</b>
A x D	2,409	0,043	<b>0,025</b>
A x E	3,039	0,053	<b>0,008</b>
B x C	1,009	0,018	0,407
B x D	2,156	0,038	<b>0,031</b>
B x E	5,544	0,093	<b>0,001</b>
C x D	1,191	0,022	0,296
C x E	4,368	0,075	<b>0,001</b>
D x E	3,815	0,066	<b>0,001</b>

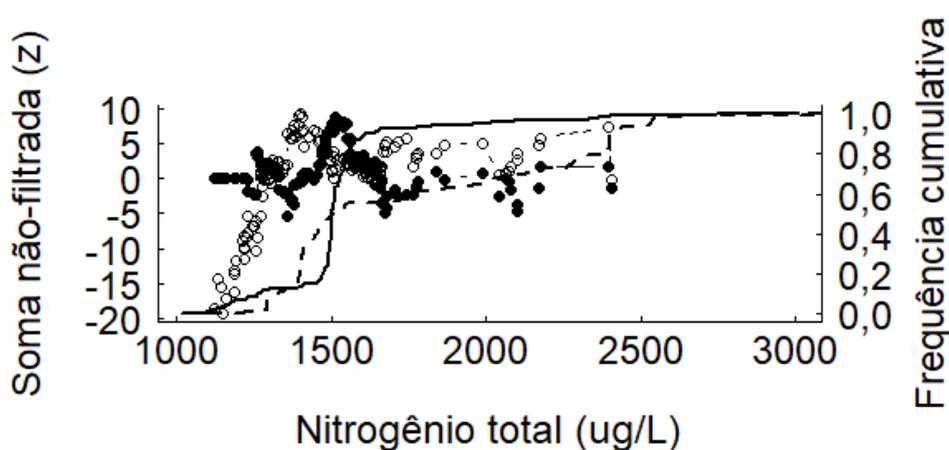
O Indval apontou as espécies indicadoras que podem ter contribuído para as diferenças entre os tratamentos (Tabela 2). Copépodes e cladocéros foram indicadoras no tratamento A. As tecamebas *Arcela* e *Diffugia* nos tratamentos B e C e os rotíferos *Lecane* e *Notholca* no

tratamento D. Para o tratamento E, nenhuma espécie indicadora foi observada, visto que a frequência e a ocorrência de espécies nesses mesocosmos foram baixas (Tabela 2).

Tabela 2. Valores resultantes da análise de espécies indicadoras (Indval) entre os tratamentos (A = controle; B = 1 peixe; C = 2 peixes; D = 3 peixes; E = 4 peixes).

Táxon superior	Táxon	Tratamento	Frequência	Indval	p-value
Copepoda	Náuplios de Cyclopidae	A	82	0,313	0,006
Rotifera	<i>Squatinella</i>	A	68	0,289	0,006
Cladocera	<i>Macrotrix</i>	A	31	0,265	0,004
Copepoda	Cyclopidae	A	39	0,250	0,003
Cladocera	<i>Moina</i>	A	21	0,153	0,035
Tecameba	<i>Arcela</i>	B	56	0,213	0,025
Tecameba	<i>Diffugia</i>	C	32	0,159	0,034
Rotifera	<i>Lecane</i>	D	111	0,328	0,027
Rotifera	<i>Notholca</i>	D	6	0,123	0,04

A análise TITAN mostrou claramente que a composição de espécies sofre mudanças a partir dos pontos de inflexão de 1.500 ( $\mu\text{g/L}$ ) para o nitrogênio e 43,2 ( $\mu\text{g/L}$ ) para o fósforo (Figura 7). Esses valores refletem exatamente o limite entre as médias brutas de nitrogênio e fósforo dos tratamentos A e B, em relação aos tratamentos C, D e E (APÊNDICE B – Figura 1).



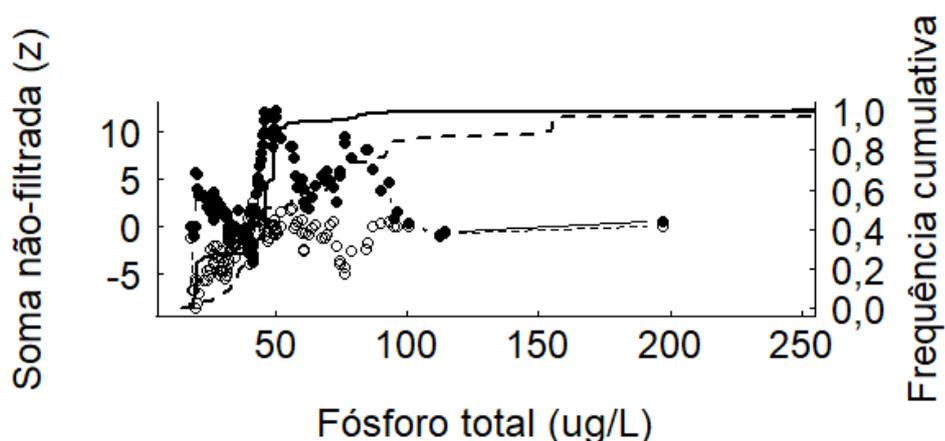


Figura 7. Análise de taxa de indicadores de limiares (TITAN) e pontos de mudança para a comunidade de protozooplâncton em relação às concentrações de nitrogênio e fósforo. Táxons de indicador negativo (z-) são representados por pontos e linha preta e táxons indicadores positivos (z+) são representados por pontos brancos e linha tracejada.

#### 5.4 DISCUSSÃO

Os resultados obtidos neste estudo suportam nossa hipótese de que a presença e a abundância de *P. ambrosetti* influenciam a ciclagem de nutrientes no ecossistema invadido, com consequência sobre as demais comunidades. Estudos recentes têm apontado os impactos ecossistêmicos causados por espécies invasoras (Matsuzaki et al., 2007; Roozen et al., 2007; Akhurst et al., 2017; Semenchenko et al., 2017). No caso de *Pterygoplichthys* estes apresentam uma série cumulativa de ameaças aos ecossistemas aquáticos sem precedentes na história recente, pois afetam todos os componentes e processos do ecossistema (qualidade do habitat, competição por espaço e alimento) (Hoover et al., 2004).

Em nosso estudo, primeiramente, verificou-se os efeitos do peixe sobre a qualidade da água, onde as variáveis abióticas apresentaram padrões de concentrações distintas entre os tratamentos, especialmente em relação ao controle. Os níveis de oxigênio dissolvido e condutividade da água foram fortemente afetados. No caso do oxigênio, as condições observadas refletem valores abaixo do mínimo necessário para a manutenção da vida aquática, que seria de 5,0 mg/L (CONAMA, 2005). No ambiente natural, valores como este impactariam diretamente a fauna nativa sensíveis as baixas concentrações de oxigênio. No entanto, para *P. ambrosetti* estes valores seriam um problema, uma vez que esta espécie apresenta alta tolerância à hipoxia, habitando corpos d'água caracterizados por baixas concentrações de oxigênio, sendo capaz de realizar trocas gasosas através de seu estômago modificado para respiração aérea acessória (Cruz et al., 2009). Para o pH, embora este tenha sido menor nos demais tratamentos

em relação ao controle, houve manutenção dos valores dentro da faixa neutra ( $> 7$ ), o qual é padrão para água doce (CONAMA, 2005).

Em relação aos efeitos sobre a ciclagem de nutrientes no ecossistema, constatou-se que quanto maior a abundância de *P. ambrosetti*, maior a concentração de nitrogênio e fósforo na coluna d'água, corroborando a hipótese inicial deste trabalho, bem como, outros estudos desenvolvidos com o gênero *Pterygoplichthys* Capps & Flecker (2013a; 2013b), estudando o rio Chacamax no México, relataram que as amostras de água coletadas nos pontos de agregação de indivíduos pertencentes a esta espécie tinham o dobro da concentração de N e P, em comparação a outros trechos do rio sem agregações. Segundo esses autores, esses loricariídeos reciclam nutrientes via excreção e as estimativas indicaram que eles excretaram cerca de 25 vezes a quantidade de N e P excretada por toda a comunidade de peixes nativos. Ambos trabalhos enfatizaram que as altas densidades de *Pterygoplichthys* invasores ameaçam a estrutura e funcionamento dos ecossistemas, sugerindo que a ausência de predadores naturais, crescimento acelerado, (podendo chegar até 70 cm de comprimento) e hábito alimentar detritívoro, possam permitir que estes loricariídeos atinjam rapidamente números populacionais elevados.

O hábito alimentar detritívoro desses peixes também favorece a remineralização dos nutrientes via excreção, visto que a quantidade de matéria vegetal e detritos consumidos é bastante considerável (Elser, 2006). Além disso, a estratégia de forragear o substrato para se alimentar (Hoover et al., 2004), associado a escavação de ninhos para deposição e cuidado parental dos ovos, resultam em bioturbação do substrato, aumentando a erosão e as cargas de sedimentos em suspensão, que conseqüentemente afetam as concentrações de nutrientes (Mendoza-Alfaro et al., 2009; Nico et al., 2009, 2012; Capps & Flecker, 2013b; Gibbs et al., 2013). Ainda, estes peixes costumam enterrar a cabeça no substrato e arremeter suas caudas, dilacerando plantas aquáticas submersas e revolvendo o substrato (Walker, 1968, Hoover et al., 2004), o que provoca, além da liberação de nutrientes do sedimento, a decomposição das plantas aquáticas que são responsáveis por grande parte da retenção de fósforo nos ambientes de água doce (Asaeda et al., 2000; Marois et al., 2015).

Estudos de campo e experimentais têm demonstrado que a além da excreção, a ressuspensão de nutrientes do sedimento realizadas por peixes é um mecanismo importante que afeta a composição do fitoplâncton, aumentando suas concentrações em sistemas de águas rasas (Havens, 1991; Tarvainen et al., 2005; Matsuzaki et al., 2007; Roozen et al., 2007; Akhurst et al., 2017; Semenchenko et al., 2017). Similar processo pode ser observado neste estudo, onde a concentração de clorofila-*a* foi afetada diretamente pelo aumento do fósforo. Este nutriente é

considerado o mais limitante para a produtividade primária, e geralmente, está positivamente correlacionado com a biomassa de clorofila-*a* (Smith & Shapiro, 1981; Straskraba et al., 1994). Nos mesocosmos com maiores densidades de *P. ambrosettii*, com maiores concentrações de fósforo, os valores da clorofila-*a* foram considerados muito elevados (até 358,2 µg/L), quando o recomendado são concentrações de até 10µg/L (CONAMA, 2005). A clorofila-*a*, importante componente do plâncton em lagos tropicais, pode em altas concentrações causar impactos na qualidade da água e afetar as demais comunidades. Mudanças nas condições bióticas e abióticas da água fora dos limiares aceitáveis podem resultar em desestruturação do ecossistema, criando um sistema altamente eutrófico. Considerando os valores máximos de clorofila-*a*, fósforo e nitrogênio mensurados nos mesocosmos do tratamento E, podemos considerar que os ecossistemas se encontravam em estado eutrófico e até hipereutrófico onde houve maior densidade de peixes ( $P > 20 \mu\text{g/L}$  e  $N > 2000 \mu\text{g/L}$ , CONAMA, 2005).

Além dos efeitos sobre as concentrações de clorofila-*a* no ambiente, o enriquecimento de nutrientes pode afetar o desenvolvimento das macrófitas aquáticas. No caso das espécies submersas, o aumento de nutrientes pode limitar o seu crescimento, devido ao sombreamento causado pela elevada concentração de clorofila-*a* na coluna d'água (Asaeda et al., 2001; Roozen et al., 2007; Thomaz et al., 2007). Por outro lado, o crescimento das espécies flutuantes está geralmente associado ao aumento dos nutrientes na água, especialmente o fósforo (Bini et al., 1999; Thomaz et al., 2006). Deste modo, nossos resultados corroboram em parte os dados da literatura, visto que *E. crassipes* (flutuante) se relacionou positivamente com o fósforo, resultando em um aumento de sua biomassa em 63%. Para a submersa *H. verticillata* também foi registrada uma relação positiva com ambos nutrientes, mesmo em condições de altas concentrações de clorofila-*a*, resultando em um crescimento de 75% na sua biomassa final. Segundo Bakker et al. (2010), o declínio ou sucesso da vegetação submersa sob o enriquecimento de nutrientes pode depender de quais espécies dominam a vegetação. No caso deste estudo, as duas espécies utilizadas também são invasoras de sucesso, com alta dominância nos ambientes lênticos da planície. Ambas exibem nicho similares as nativas morfologicamente semelhantes, e por exclusão competitiva as reduziram drasticamente neste ambiente (Souza, 2011). Assim, diante desses resultados vale ressaltar o quão grave se torna esta interação entre a abundância de *P. ambrosettii* e as macrófitas aquáticas invasoras nas lagoas da planície. O mecanismo de facilitação pode ser facilmente ser corroborado aqui, onde um invasor possibilita o crescimento, manutenção e estabelecimento de outras espécies potencialmente impactantes (Simberloff & Von Holle, 1999).

Além dos efeitos sobre a produtividade primária, o protozooplâncton também foi afetado pela presença e abundância dos peixes. Embora a densidade de protozooplâncton não tenha sofrido influência direta dos nutrientes e da clorofila-*a* diretamente, o efeito do tratamento foi significativo, com menores densidades desses organismos nos tratamentos com a maior abundância de peixes. Como efeitos diretos por predação não são esperados por parte de *P. ambrosettii*, uma vez que esta apresenta hábito alimentar detritívora, incluindo limitações morfológicas para se alimentar de organismos planctônicos (Hahn et al., 2004; observação pessoal), provavelmente o efeito foi indireto, causado pelas condições eutróficas do ambiente. O enriquecimento de nutrientes afeta fortemente espécies de zooplâncton (Serafim-Júnior et al., 2010), e geralmente a abundância de zooplâncton está negativamente correlacionada à condutividade elétrica e baixo oxigênio dissolvido (Perbiche-Neves et al., 2016), condições estas encontradas neste estudo. Por outro lado, a composição de espécies diferiu entre os tratamentos, mas visivelmente essa segregação ocorreu em função dos nutrientes.

Os resultados indicaram que as comunidades protozooplanctônica respondem fortemente aos limiares de nitrogênio e fósforo no ecossistema, e mais uma vez corrobora nossa hipótese de que *P. ambrosettii* influencia na disponibilidade dos nutrientes, que por sua vez pode favorecer ou limitar as comunidades aquáticas, dependendo do grau de impacto e das espécies em questão. No caso dos copépodes, estes foram indicadores apenas no tratamento controle, com baixas ocorrências nos tratamentos D e E. Trabalhos confirmam que estes organismos são extremamente sensíveis às condições eutróficas (Landa et al., 2007; Silva, 2011; Perbiche-Neves et al., 2016). Por conseguinte, essas características do ambiente favorecem outras espécies de protozooplâncton que produzem grandes populações suportadas pela elevada biomassa fitoplanctônica. Exemplo disso, são os rotíferos apontados como espécies indicadoras no tratamento D. Os rotíferos têm sido apontados como resistentes e bioindicadores de ambientes eutrofizados, incluindo maior presença de rotíferos em estudos experimentais com a presença de carpas (Gannon & Stemberger, 1978; Duggan et al., 2001; Serafim-Júnior et al., 2010; Ismail, & Adnan, 2016, Akhurst et al. 2017).

O nitrogênio e o fósforo são as principais causas de enriquecimento dos sistemas aquáticos e da eutrofização dos corpos aquáticos, trazendo mudanças significativas na estrutura e funcionamento do ecossistema. Dessa forma, se considerarmos que estes ambientes estão fortemente alterados por fatores antropogênicos que impactam drasticamente as concentrações de nutrientes, como modificação do fluxo por barragens, retenção de sedimentos e degradação de habitat (Santana et al., 2017); a adição dos efeitos das espécies invasoras (e aqui estamos mensurando apenas uma) sobre a produtividade primária torna o problema muito mais

relevante. Ademais, se considerarmos que esse processo pode desencadear uma reação cíclica, pois tornam esses ecossistemas muito mais suscetíveis a outras invasões biológicas. No caso de *Pterygoplichthys*, cujos indivíduos são amplamente tolerantes, provavelmente se beneficiarão da eutrofização e outras formas de perturbação aquática.

Diante dos relevantes impactos registrados neste estudo, não podemos contrapor a importância de se obter mais informações sobre espécies invasoras e seu potencial invasivo. Espécies “engenheiras do ecossistema”, tal qual *P. ambrosettii* se revelou, têm modificado completamente o ambiente invadido. Neste estudo, essa “engenharia”, possivelmente associada a bioturbação e excretas dos peixes, resultou em condições específicas de um ambiente eutrofizado, como baixa oxigenação, alta condutividade elétrica, altas concentrações de nitrogênio e fósforo e consequentes dominância de fitoplâncton e macrófitas aquáticas, associada a baixa composição de espécies protozooplânctônicas. As maiores abundâncias de peixe tiveram efeito direto na ciclagem dos nutrientes (nitrogênio e fósforo) que, consequentemente afetou todo o funcionamento e estruturação das comunidades e trófica do sistema. Caso a disseminação de espécies não-nativas continue ou acelere no futuro como consequência do aumento do transporte de bens e pessoas (Perrings et al., 2010), os efeitos negativos nos ecossistemas serão ainda mais desastrosos. Portanto, estudos sobre as consequências das invasões em componentes do funcionamento do ecossistema são necessárias e urgentes, bem como medidas de manejo e mitigação de seus impactos, e para possíveis erradicações.

## REFERÊNCIAS

- Akhurst, D. J., Jones, G. B., Clark, M., & Reichelt-Brushett, A. (2017). Effects of fish and macrophytes on phytoplankton and zooplankton community structure in a subtropical freshwater reservoir. *Limnologica*, 62, 5–18.
- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26(1), 32–46.
- Arbizu, P. M. (2017). pairwiseAdonis: Pairwise Multilevel Comparison using Adonis. R package version 0.0.1.
- Asaeda, T., Trung, V. K., & Manatunge, J. (2000). Modeling the effects of macrophyte growth and decomposition on the nutrient budget in shallow lakes. *Aquatic Botany*, 68(3), 217–237.
- Asaeda, T., Trung, V. K., Manatunge, J., & Van Bon, T. (2001). Modelling macrophyte–nutrient–phytoplankton interactions in shallow eutrophic lakes and the evaluation of environmental impacts. *Ecological Engineering*, 16(3), 341–357.
- Baker, M. E. & King, R. S. (2010). A new method for detecting and interpreting biodiversity and ecological community thresholds. *Methods in Ecology and Evolution*, 1, 25–37.
- Baker, M. E., King, R. S. & Kahle, D. (2015). TITAN2: Threshold Indicator Taxa Analysis. R package version 2.1. <https://CRAN.R-project.org/package=TITAN2>
- Bakker, E. S., Van Donk, E., Declerck, S. A. J., Helmsing, N. R., Hidding, B., & Nolet, B. A. (2010). Effect of macrophyte community composition and nutrient enrichment on plant biomass and algal blooms. *Basic and Applied Ecology*, 11(5), 432–439.
- Bray, J. R., & Curtis, J. T. (1957). An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological monographs*, 27(4), 325–349.
- Bergamin, H., Reis, B. F. & Zagatto, E. A. G. (1978). A new device for improving sensitivity and stabilization in flow injection analysis. *Analytica Chimica Acta*, 97(2), 63–70.
- Bini, L. M., Thomaz, S. M., Murphy, K. J., & Camargo, A. F. (1999). Aquatic macrophyte distribution in relation to water and sediment conditions in the Itaipu Reservoir, Brazil. *Hydrobiologia*, 415, 147–154.
- Capps, K. A., & Flecker, A. S. (2013a). Invasive fishes generate biogeochemical hotspots in a nutrient-limited system. *PLoS One*, 8(1), e54093.

Capps, K. A., & Flecker, A. S. (2013b). Invasive aquarium fish transform ecosystem nutrient dynamics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1769), 20131520.

Clarke, K. R., (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18(1), 117-143.

CONAMA - CONSELHO NACIONAL DO MEIO AMBIENTE-. (2005). Resolução nº 357, de 17 de março de 2005. Dispõe sobre a classificação dos corpos de água e diretrizes ambientais para o seu enquadramento, bem como estabelece as condições e padrões de lançamento de efluentes, e dá outras providências. Diário oficial da União, (53).

Cruz, A. L., Pedretti, A. C. E., & Fernandes, M. N. (2009). Stereological estimation of the surface area and oxygen diffusing capacity of the respiratory stomach of the air-breathing armored catfish *Pterygoplichthys anisitsi* (Teleostei: Loricariidae). *Journal of Morphology*, 270(5), 601–614.

De Smet, W. H. (1997) Rotifera: Dicranophoridae (Monogononta). In Dumont, H. J. (ed.), Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World, Vol. 5. The Hague: SPB Academic.

Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z. I., Knowler, D. J., Lévêque, C., ... & Sullivan, C. A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews*, 81(2), 163–182.

Dufrêne, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs*, 67(3), 345–366.

Duggan, I. C., Green, J. D., & Thomasson, K. (2001). Do rotifers have potential as bioindicators of lake trophic state? *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 27(6), 3497–3502.

Duggan, I. C., Rixon, C. A., & MacIsaac, H. J. (2006). Popularity and propagule pressure: determinants of introduction and establishment of aquarium fish. *Biological invasions*, 8(2), 377–382.

Elmoor-Loureiro, M. A. L. (1997) Manual de Identificação de cladóceros límnicos do Brasil. Brasília, DF: Universa.

Elser, J. (2006). Biological stoichiometry: a chemical bridge between ecosystem ecology and evolutionary biology. *The American Naturalist*, 168, S25–S35. DOI:10.1086/ 509048

- Gannon, J. E., & Stemberger, R. S. (1978). Zooplankton (especially crustacean and rotifers) as indicators of water quality. *Transactions of the American Microscopical Society*, 97, 16–35.
- Gibbs, M. A., Kurth, B. N., & Bridges, C. D. (2013). Age and growth of the loriciid catfish *Pterygoplichthys disjunctivus* in Volusia Blue Spring, Florida. *Aquatic Invasions*, 8(2), 207–214.
- Golterman, H. L., Clymo, R. S. & Ohmstad, M. A. M. (1978). Methods for physical and chemical analysis of freshwaters. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Gozlan, R. E., Britton, J. R., Cowx, I., & Copp, G. H. (2010). Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology*, 76(4), 751–786.
- Havens, K. E. (1991). Fish-induced sediment resuspension: effects on phytoplankton biomass and community structure in a shallow hypereutrophic lake. *Journal of Plankton Research*, 13(6), 1163–1176.
- Hoover, J. J., Jack K. K. & Cofrancesco, A. F. (2004). Suckermouth catfishes: threats to aquatic ecosystems of the United States? *Aquatic Nuisance Species Research Program*, 4: 1–14
- Ismail, A. H., & Adnan, A. A. M. (2016). Zooplankton composition and abundance as indicators of eutrophication in two small man-made lakes. *Tropical Life Sciences Research*, 27, 31.
- Johnson, P. T., Olden, J. D., Solomon, C. T., & Vander Zanden, M. J. (2009). Interactions among invaders: community and ecosystem effects of multiple invasive species in an experimental aquatic system. *Oecologia*, 159(1), 161–170.
- Júlio-Júnior, H. F., Tós, C. D., Agostinho, Â. A., & Pavanelli, C. S. (2009). A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the upper rio Paraná basin. *Neotropical Ichthyology*, 7(4), 709–718.
- Kéry, M. & Hatfield, J. S. (2003). Normality of raw data in general linear models: the most widespread myth in statistics. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 84, 92–93.
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B. & Christensen, R. H. B. (2017). “lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models.” *Journal of Statistical Software*, 82, 1–26. DOI: 10.18637/jss.v082.i13.

- Landa, G. G., Barbosa, F. A. R., Rietzler, A. C., & Maia-Barbosa, P. M. (2007). *Thermocyclops decipiens* (Kiefer, 1929) (Copepoda, Cyclopoida) as indicator of water quality in the State of Minas Gerais, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 50(4), 695–705.
- Lansac-Tôha, F. A., Velho, L. F. M., Higuti, J. & Takahashi, E. M. (2002). Cyclopidae (Crustacea, Copepoda) from the upper Paraná river floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 62(1), 125–133.
- Latombe, G., Pyšek, P., Jeschke, J. M., Blackburn, T. M., Bacher, S., Capinha, C., ... & Hui, C. (2017). A vision for global monitoring of biological invasions. *Biological Conservation*, 213, 295–308.
- Mackereth, F. Y. H., Heron, J. & Talling, J. F. (1978). Water analysis: some revised methods for limnologists. *Freshwater Biological Association*, 36, 1–120.
- Marois, D. E., Mitsch, W. J., Song, K., Miao, S., Zhang, L. & Nguyen, C. T. (2015). Estimating the importance of aquatic primary productivity for phosphorus retention in Florida everglades mesocosms. *Wetlands*, 35, 357–368. DOI: 10.1007/s13157-015-0625-7.
- Matsumura-Tundisi, T. (1986). Latitudinal distribution of Calanoida in freshwater aquatic systems of Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 46(3), 527–553.
- Matsuzaki, S. S., Usio, N., Takamura, N. & Washitani, I. (2007). Effects of common carp on nutrient dynamics and littoral community composition: roles of excretion and bioturbation. *Fundamental and Applied Limnology*, 168, 27–38.
- McIntyre, P. B., Flecker, A. S., Vanni, M. J., Hood, J. M., Taylor, B. W. & Thomas, S. A. (2008). Fish distributions and nutrient cycling in streams: Can fish create biogeochemical hotspots? *Ecology*, 89(8), 2335–2346. DOI: 10.1890/07-1552.1
- Mendoza-Alfaro, R., Fisher, J. P., Courtenay, W., Martínez, C. R., Orbe-Mendoza, A., Gallardo, C. E.,... & Balderas, S. C. (2009). Trinational risk assessment guidelines for aquatic alien invasive species. Test cases for the snakeheads (Channidae) and armored catfishes (Loricariidae) in North American inland waters. Quebec: Commission for Environmental Cooperation Montreal.
- Nico, L. G., Butt, P. L., Johnston, G. R., Jelks, H. L., Kail, M., & Walsh, S. J. (2012). Discovery of South American suckermouth armored catfishes (Loricariidae, *Pterygoplichthys* spp.) in the Santa Fe River drainage, Suwannee River basin, USA. *BioInvasions Record*, 1(3).

- Nico, L. G., Loftus, W. F., & Reid, J. P. (2009). Interactions between non-native armored suckermouth catfish (Loricariidae: *Pterygoplichthys*) and native Florida manatee (*Trichechus manatus latirostris*) in artesian springs. *Aquatic Invasions*, 4(3), 511–519.
- Nobile, A. B., Lima, F. P., Freitas-Souza, D., Queiroz, J., Garcia, D. A. Z., Orsi, M. L., & Vidotto-Magnoni, A. P. (2018). Distribution of non-native suckermouth armoured catfish *Pterygoplichthys ambrosettii* in the upper Paraná River basin, Brazil. *Journal of Fish Biology*, 92(4), 1198–1206.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., ... Wagner, H. (2018). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Onandia, G., Gudimov, A., Miracle, M. R., & Arhonditsis, G. (2015). Towards the development of a biogeochemical model for addressing the eutrophication problems in the shallow hypertrophic lagoon of Albufera de Valencia, Spain. *Ecological informatics*, 26, 70–89.
- Orfinger, A. B. & Goodding, D. D. (2018). The global invasion of the suckermouth armored catfish genus *Pterygoplichthys* (Siluriformes: Loricariidae): Annotated list of species, distributional summary, and assessment of impacts. *Zoological Studies*, 57, 1–16. DOI: 10.6620/ZS.2018.57-07
- Paggi, J. C. (1973). Acerca de algunas especies de la familia Moinidae (Crustacea, Cladocera) de la República Argentina. *Physis*, B32, 269–277.
- Paggi, J. C. (1976). Cladoceros Macrothricidae nuevos para la fauna argentina. *Physis*, 35, 103–112.
- Paggi, J. C. (1995). Crustacea Cladocera. In Lopretto, E. C. & G. Tell (Eds.), *Ecosistemas de aguas continentales: Metodologías para su estudio* (pp. 909–951). La Plata: Ediciones Sur.
- Paggi, J. S. (1989). Rotíferos de algunas provincias del noroeste argentino. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale*, 22(3), 223–238.
- Perbiche-Neves, G., Saito, V. S., Previattelli, D., Da Rocha, C. E., & Nogueira, M. G. (2016). Cyclopoid copepods as bioindicators of eutrophication in reservoirs: Do patterns hold for large spatial extents? *Ecological indicators*, 70, 340–347.
- Perrings, C., Mooney, H., & Williamson, M. (2010). *Bioinvasions and globalization: ecology, economics, management, and policy*. Oxford University Press.

- R Development Core Team. (2018). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Reid, J. W. (1985). Chave de Identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Boletim de Zoologia*, 9, 17–143.
- Roberts, D. W. (2016). labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology. R package version 1.8–0.
- Roozen, F. C. J., Lürling, M., Vlek, H., Van Der Pouw Kraan, E. A. J, Ibelings, B. W., & Scheffer, M. (2007). Resuspension of algal cells by benthivorous fish boosts phytoplankton biomass and alters community structure in shallow lakes. *Freshwater biology*, 52(6), 977–987.
- Santana, N. F., Pereira, L. S., Roberto, M. C., Gomes, S. E. A., Pagioro, T. A., & Mormul, R. P. (2017). Longitudinal gradient in limnological variables in the Upper Paraná River: a brief description and the importance of undammed tributaries. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 29, e116. 2017. DOI: 10.1590/s2179-975x0217
- Schindler, D. W., Hecky, R. E., Findlay, D. L., Stainton, M. P., Parker, B. R., Paterson, M. J., ... & Kasian, S. E. M. (2008). Eutrophication of lakes cannot be controlled by reducing nitrogen input: results of a 37-year whole-ecosystem experiment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(32), 11254–11258.
- Segers, H. (1995) Rotifera. The Lecanidae (Monogononta). In H. J., Dumont & T. Nogrady (Eds.), *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World* (Vol. 2, pp. 1–228). The Hague: SPB Academics.
- Semenchenko, V. P., Moroz, M. D., Sysova, E. A., & Lipinskaya, T. P. (2017). Effects of common carp (*Cyprinus carpio*) and bream (*Abramis brama*) on the structure of the littoral community in a mesotrophic lake (Mesocosm Experiments). *Contemporary Problems of Ecology*, 10(6), 632–639.
- Serafim-Júnior, M., Perbiche-Neves, G., Brito, L. D., Ghidini, A. R., & Casanova, S. (2010). Spatial-temporal variation of Rotifera in an eutrophic reservoir in southern Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, 100(3), 233–241.
- Silva, W. M. (2011). Potential use of Cyclopoida (Crustacea, Copepoda) as trophic state indicators in tropical reservoirs. *Oecologia Australis*, 15(3), 511–521.

- Simberloff, D. & Von Holle, B. (1999). Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions*, 1, 21–32.
- Simberloff, D., Martin, J. L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. A., Aronson, J., ... & Pyšek, P. (2013). Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in ecology & evolution*, 28(1), 58–66.
- Smith, V. H. & Shapiro, J. (1981). Chlorophyll-phosphorus relations in individual lakes. Their importance to lake restoration strategies. *Environmental Science & Technology*, 15, 444–451.
- Sousa, W. T. Z. (2011). *Hydrilla verticillata* (Hydrocharitaceae), a recent invader threatening Brazil's freshwater environments: a review of the extent of the problem. *Hydrobiologia*, 669, 1–20.
- Sousa, W. T. Z., Thomaz, S. M., Murphy, K. J., Silveira, M. J. & Mormul, R. P. (2009). Environmental predictors of the occurrence of exotic *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle and native *Egeria najas* Planch, in a sub-tropical river floodplain: the Upper River Paraná, Brazil. *Hydrobiologia*, 632, 65–78.
- Souza, D. C., Cunha, E. R., Murillo, R. D. A., Silveira, M. J., Pulzatto, M. M., Dainez-Filho, M. S., ... & Thomaz, S. M. (2017). Species inventory of aquatic macrophytes in the last undammed stretch of the Upper Paraná River, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 29.
- Straskraba, M., Tundisi, J. G., Duncan, A., & Havens, K. E. (1994). Comparative Reservoir Limnology and Water Quality Management. *Journal of Environmental Quality*, 23(6), 1373.
- Strayer, D. L. (2010). Alien species in fresh waters: Ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology*, 55, 152–174.
- Tarvainen, M., Ventela, A. M., Helminen, H. & Sarvala, J. (2005). Nutrient release and resuspension generated by ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) and chironomids. *Freshwater Biology*, 50, 447–458.
- Thomaz, S. M., Carvalho, P., Mormul, R. P., Ferreira F. A., Silveira M. & Michelan T. S. (2009) Temporal trends and effects of diversity on occurrence of exotic macrophytes in a large reservoir. *Acta Oecologica*, 35, 614–620.
- Thomaz, S. M., Chambers, P. A., Pierini, S. A., & Pereira, G. (2007). Effects of phosphorus and nitrogen amendments on the growth of *Egeria najas*. *Aquatic Botany*, 86(2), 191–196.

- Thomaz, S. M., Pagioro, T. A., Bini, L. M., & Murphy, K. J. (2006). Effect of reservoir drawdown on biomass of three species of aquatic macrophytes in a large sub-tropical reservoir (Itaipu, Brazil). *Hydrobiologia*, 570(1), 53–59.
- Vanni, M. J. (2002). Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 341–370.
- Walker, B. (1968). The fish with the folded mouth. *Aquarium Series II*, 1, 36–43.
- Walker, K. F. & T. J. Hillman, 1982. Phosphorus and nitrogen loads in waters associated with the River Murray near Albury Wodonga, and their effects on phytoplankton populations. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 33: 223–243.
- Weber, C. (2003). Subfamily Hypostominae (armored catfishes). In R. E. Reis, S. O., Kullander & C. J. Ferraris, Jr. (Eds.), *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*, Porto Alegre, RS: EDIPUCRS.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. New York: Springer-ed.
- Winemiller, K. O. (1989). Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81(2), 225–241.

## APÊNDICE B – Figura 1. Média±erro padrão dos valores brutos dos nutrientes por tratamento

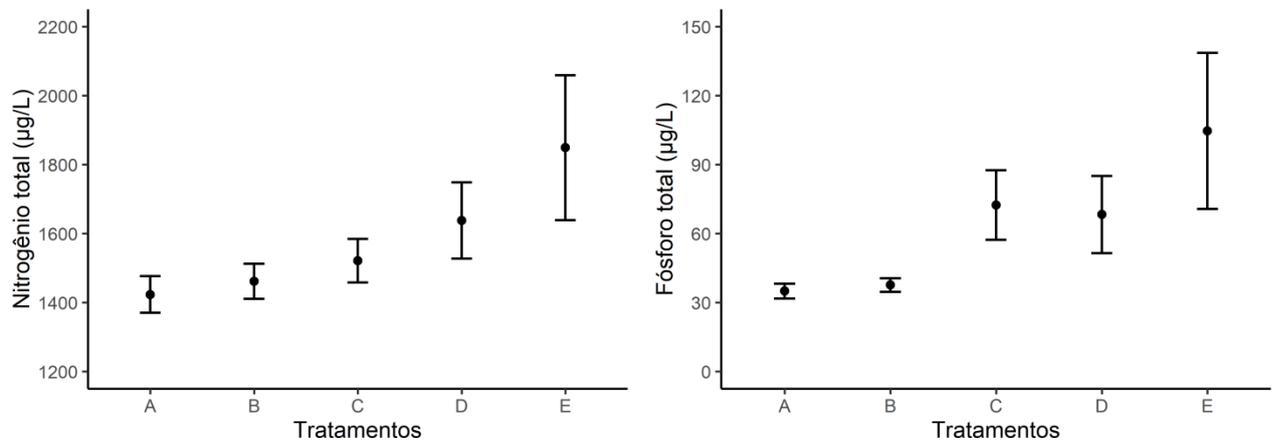


Figura 1. Média±erro padrão dos valores brutos dos nutrientes por tratamento (A = controle; B = 1 peixe; C = 2 peixes; D = 3 peixes; E = 4 peixes).

## 6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Diante das perspectivas de uma espécie invasora, *Pterygoplichthys ambrosettii* se mostrou um modelo bastante expressivo. Para receber essa qualificação, uma espécie precisa ser introduzida fora de sua área nativa por atividades humanas intencionais ou acidentais, ocupar o espaço de espécies nativas e alterar o funcionamento do ecossistema, com efeitos diretos ou indiretos sobre outras comunidades. Neste caso, provavelmente a atividade humana responsável pela introdução foi o aquarismo, embora possivelmente amplificada por barramentos, escapes de piscicultura, entre outras. A globalização e atividades modernas do século XXI, aumentaram rapidamente esses tipos de atividades, possibilitando as espécies ultrapassarem barreiras geográficas antes intransponíveis. Com isso *P. ambrosetti*, passou pelo primeiro estágio da invasão. Quando no ambiente invadido, o estabelecimento depende de adaptação e tolerância aos filtros bióticos e abióticos. Como relatado na literatura, esta espécie possui alta tolerância ambiental, especialmente aos mais críticos à sobrevivência, como o oxigênio.

Para ratificar o estabelecimento, estratégias reprodutivas como proporção sexual 1:1, tamanho corporal e fecundidade moderados, cuidado parental, desenvolvimento embrionário longo, ovos grandes e adesivos e larvas precociais estão presentes nesta espécie e maximizam a sobrevivência da prole. Especificamente na lagoa do Patos, onde foram registradas as maiores abundâncias dessa espécie na região de estudo, pouca ou nenhuma espécie apresenta traços similares aos presentes em *P. ambrosettii*, o que possivelmente resultou em ausência de competidores e restrição de nicho. Após o estabelecimento, a dispersão possivelmente foi facilitada pelas características da planície de inundação, que em períodos de águas altas apresenta alta conectividade entre os ambientes.

Verificou-se no último estudo que *P. ambrosettii* tem a capacidade de alterar a dinâmica dos nutrientes, no caso, o nitrogênio e fósforo, os mais limitantes para produção primária em ambientes aquáticos. Como consequência, efeitos diretos e indiretos puderam ser observados nas comunidades de fitoplâncton (clorofila-*a*) e macrófitas invasoras (*H. verticillata* e *E. crassipes*), que aumentaram significativamente em maiores abundâncias de *P. ambrosettii*. Além disso, efeitos negativos foram observados no protozooplâncton, que teve a sua densidade e composição afetados direta ou indiretamente pelos tratamentos.

Mediante os resultados obtidos conclui-se que a abordagem da temática invasões biológicas aliadas à história de vida, biologia populacional e os impactos ecossistêmicos ocasionados por espécies não-nativa, pode elucidar algumas questões importantes sobre os

meios e aspectos que permitem sucesso à uma espécie em invadir e se estabelecer como um novo integrante de um sistema. A partir deste estudo novos questionamentos podem ser elucidados.