

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO OESTE DO PARANÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO STRICTO SENSU EM CONSERVAÇÃO E
MANEJO DE RECURSOS NATURAIS – NÍVEL MESTRADO

CRISTINA SARTORI

A hipótese de aceitação biótica explica o sucesso das invasões biológicas em
ambientes aquáticos modificados

CASCADEL-PR

Dezembro/2014

CRISTINA SARTORI

A hipótese de aceitação biótica explica o sucesso das invasões biológicas em ambientes aquáticos modificados

Dissertação apresentado ao Programa de Pós-graduação *Stricto Sensu* em Conservação e Manejo de Recursos Naturais – Nível Mestrado, do Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, da Universidade estadual do Oeste do Paraná, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Conservação e Manejo de Recursos Naturais

Área de Concentração: Conservação e Manejo de Recursos Naturais

Orientador: Dr. Éder André Gubiani

CASCAVEL-PR

Dezembro/2014

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)

S251h Sartori, Cristina
A hipótese de aceitação biótica explica o sucesso das invasões biológicas em ambientes aquáticos modificados./Cristina Sartori. — Cascavel, 2014.
31 p.

Orientador: Prof. Dr. Éder André Gubiani

Dissertação (Mestrado) – Universidade Estadual do Oeste do Paraná.
Programa de Pós-graduação Strictu Sensu em Conservação e Manejo de Recursos Naturais

1. Peixes nativos. 2. Espécies introduzidas. 3. Variáveis locais. 4. Espécies não nativas - Riquezas. 5. Fatores ambientais – Influência. I. Universidade Estadual do Oeste do Paraná. II. Título.


CDD 21.ed.597

Ficha catalográfica elaborada por Helena Soterio Bejio – CRB 9ª/965

CRISTINA SARTORI

“A Hipótese de Aceitação Biótica Explica o Sucesso das Invasões Biológicas em Ambientes Aquáticos Modificados”.

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação stricto sensu em Conservação e Manejo de Recursos Naturais-Nível de Mestrado, do Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, da Universidade Estadual do Oeste do Paraná, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Conservação e Manejo de Recursos Naturais, pela comissão Examinadora composta pelos membros:



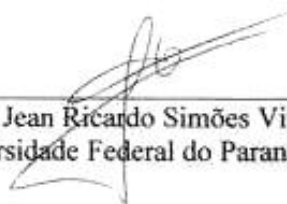
Prof. Dr. Eder André Gubiani

Universidade Estadual do Oeste do Paraná (Presidente/Orientador)



Prof. Dr. Vladimir Pavan Margarido

Universidade Estadual do Oeste do Paraná



Prof. Dr. Jean Ricardo Simões Vitule

Universidade Federal do Paraná

Aprovada em 25 de Agosto de 2014.

Local da defesa: Unioeste, Prédio de Salas de Aula, sala 56, Cascavel-PR.

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

Chico Xavier

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer primeiramente a Deus por nunca me deixar abater com as adversidades que surgiram no decorrer do mestrado.

Aos meus pais, Marzene e Ari e meu irmão Gabriel que nunca me deixaram desistir dos meus objetivos e proporcionaram todas as condições para que eu pudesse concluir mais essa etapa.

Ao meu orientador professor Doutor Éder André Gubiani por ter aceito o desafio de orientar alguém que nunca havia trabalhado com peixes e a paciência em corrigir inúmeras vezes o trabalho.

A Vanilde e Valdecir, que foram verdadeiros pais adotivos e me deram uma família no primeiro ano de mestrado em Toledo.

A Bióloga Tatiane Mary Gogola pelas inúmeras ajudas, pelo apoio no estágio de docencia e por se tornar uma amiga muito especial.

Aos amigos que fiz em Toledo e Cascavel, especialmente a Tassia, Diego, Tamara e Geison com os quais dividi muitos momentos alegres.

Aos pesquisadores e colaboradores do Grupo de pesquisas em Recursos Pesqueiros e Limnologia - Gerpel por todo apoio que recebi especialmente ao Tiago Debona, por me auxiliar na construção e correção da lista de espécies.

Por fim gostaria de agradecer ao mestrado em Conservação e Manejo de Recursos Naturais - Unioeste e a Fundação Araucaria e Capes pela concessão da bolsa de estudos.

Resumo

A introdução de espécies, principalmente peixes, pode representar grande ameaça a fauna nativa de ecossistemas receptores. O sucesso na colonização de novos ambientes, como reservatórios, depende da superação de etapas que vão desde a captação da espécie do seu local de origem até sua integração na comunidade receptora. A interceptação de cursos de água com a formação de reservatórios pode facilitar o processo de invasão e favorecer o sucesso no estabelecimento e dispersão de espécies não nativas. Nesse sentido, para explicar os padrões de invasão através de um conjunto de mecanismos ambientais e antrópicos foram testadas três hipóteses principais, as quais foram associadas a fatores abióticos locais, regionais e biológicos dos reservatórios, a fim de averiguar quais fatores são mais importantes para o aumento da riqueza de espécies não nativas em 18 reservatórios, distribuídos em cinco bacias hidrográficas, localizadas no estado do Paraná. Entre janeiro de 2003 a dezembro de 2008 foram capturadas 134 espécies. A hipótese que melhor explicou a riqueza de espécies não nativas nos reservatórios foi a de aceitação biótica. Especificamente, as variáveis temperatura média da água e condutividade elétrica foram determinantes da riqueza de espécies não nativas. Nesse sentido, em ambientes aquáticos alterados, condições ambientais locais facilitam a introdução de espécies não nativas e, conseqüentemente, seu estabelecimento, uma vez que, mesmo as espécies nativas sofrem com os efeitos negativos de tais modificações, não permitindo que a resistência biótica local, impeça o sucesso das invasões.

Palavras chave: Espécies introduzidas, variáveis locais, peixes nativos, riqueza de espécies não nativas.

Introdução

A translocação de espécies não nativas entre bacias hidrográficas pode representar grande ameaça a fauna nativa de ecossistemas receptores. A introdução dessas espécies, geralmente, é mediada pela atividade humana e pode afetar tanto a biodiversidade como as atividades econômicas (Moyle and Marchetti 2006; Souza et al. 2009). O processo de invasão pode ser dividido em uma série de etapas (i.e. captação da área nativa, transporte, chegada, estabelecimento e dispersão; Lockwood et al. 2005, Blackburn et al. 2011) e, em cada etapa existem barreiras que precisam ser superadas para que um invasor se torne totalmente integrado a um novo ecossistema (Richardson et al. 2000, Blackburn et al. 2011). Entre as barreiras enfrentadas pelas espécies não nativas após sua introdução no novo habitat estão a geográfica, de cativeiro ou cultivo, sobrevivência, reprodução, taxa de crescimento populacional e alterações ambientais (naturais ou antrópicas; Blackburn et al. 2011). No novo local, após superar essas barreiras, precisam estabelecer uma população auto-sustentável e expandir seu alcance geográfico para além do ponto de estabelecimento inicial (Lockwood et al. 2005). O sucesso no estabelecimento de espécies não nativas fora do seu habitat de origem é o resultado da interação de muitos fatores, incluindo atributos biológicos do invasor (i.e. histórico de vida, características ecológicas), as respostas das espécies ao meio ambiente abiótico e interações bióticas (Richardson et al. 2000), além dos vetores envolvidos no seu transporte, tamanho da pressão de propágulos, forma como a espécie foi introduzida, condições ambientais do local receptor (Lockwood et al. 2005) e sua correspondência com as condições físicas do ambiente original (Kolar and Lodge 2002).

A fim de explicar os padrões de invasão por espécies não nativas em ecossistemas, Leprieur et al. (2008) propuseram três hipóteses principais: atividade humana, aceitação e resistência biótica. A hipótese da atividade humana prevê que, por perturbar as paisagens naturais e aumentar a pressão de propágulos (i.e. número de indivíduos e a frequência com que são liberados em um determinado habitat), as atividades humanas facilitam o estabelecimento de espécies não-nativas (Taylor and Irwin, 2004; Meyerson and Mooney 2007). A hipótese de aceitação biótica prevê que ecossistemas que apresentam condições ambientais mais favoráveis oferecem oportunidades de colonização, tanto para espécies nativas, como não nativas, as quais covariam positivamente com fatores ambientais (Stohlgren et al. 2006, Fridley et al. 2007). Por outro lado, a hipótese de resistência biótica prevê que, por serem altamente competitivas, as comunidades ricas em espécies nativas

impedem, facilmente, o estabelecimento de espécies não nativas, já comunidades pobres em espécies nativas possibilitam a colonização de maior número de espécies não nativas, onde uma relação negativa é esperada entre a riqueza de espécies nativas e não nativas (Elton 1958, Kennedy et al. 2002).

Alguns ecossistemas são considerados mais susceptíveis a invasão do que outros (Richardson et al. 2007). A formação de reservatórios, por exemplo, pode facilitar o processo de invasão, aumentando as oportunidades de colonização por espécies não nativas (Jhonson et al. 2008; Vitule 2009), além de favorecer seu posterior sucesso no estabelecimento e dispersão (Havel et al. 2005). Entender como espécies invasoras interagem com as mudanças ambientais que ocorrem após a construção de um reservatório é um desafio importante para os estudos de invasão biológica nesses ambientes (Didham et al. 2007). Comunidades nativas, recém estruturadas, em represamentos podem apresentar, correspondentemente, menor resistência biótica, tornando-as particularmente vulneráveis a invasões por espécies não nativas (Shea and Chesson 2002, Havel et al. 2005, Jhonson et al. 2008). A construção de barragens, que promove a perda de habitats e invasões biológicas e o aumento da pressão de propágulos, estão entre os principais contribuintes para a atual crise da biodiversidade em ecossistemas de água doce, que apresentam maior proporção de espécies ameaçadas e em perigo de extinção (Dudgeon et al. 2006, IUCN 2014). Uma das principais consequências dos represamentos são as alterações nas comunidades biológicas nativas, especialmente afetando o ciclo reprodutivo das espécies, além de mudanças na composição e abundância, que inclui a proliferação extrema de algumas populações e redução, ou mesmo eliminação de outras, com menor capacidade de adaptação as novas características locais (Agostinho et al. 2008).

A determinação de fatores que tornam ecossistemas mais susceptíveis a introdução de espécies constitui uma informação importante para mitigação dos impactos negativos (Davis et al. 2005, Fridley et al. 2007, Catford et al. 2012), pois, geralmente, o sucesso na colonização de uma espécie não nativa ocorre com prejuízos às comunidades nativas locais (Agostinho et al. 2006). Habitats antrópicamente alterados são invadidos mais rapidamente do que ambientes prístinos, principalmente devido aos efeitos negativos que a alteração ambiental pode causar nas espécies nativas (Moyle and Light 1996; Bohn et al. 2004, Colautti et al. 2006). Para compreender os fatores associados à suscetibilidade ambiental a invasão de reservatórios, este estudo teve como objetivo avaliar a influência de fatores abióticos locais, regionais e biológicos sob o aumento na riqueza de espécies não nativas em 18 reservatórios, distribuídos em cinco bacias hidrográficas localizadas no estado do Paraná.

Material e métodos

Área de estudo

Os reservatórios amostrados apresentam usos distintos, entre eles estão o abastecimento público, lazer e produção de energia (Júlio Jr. et al. 2005). A bacia hidrográfica litorânea apresenta uma área de drenagem de 5.766 km², nela estão localizados os reservatórios de Capivari, Guaricana, Salto do Meio e Vossoroca . A bacia do Tibagi ocupa partes do primeiro, segundo e terceiro planaltos paranaenses drenando uma área de 24.712 km² (França 2002), onde estão localizados os reservatórios de Figueira, São Jorge e Apucarantina (Tabela 1; Fig. 1).

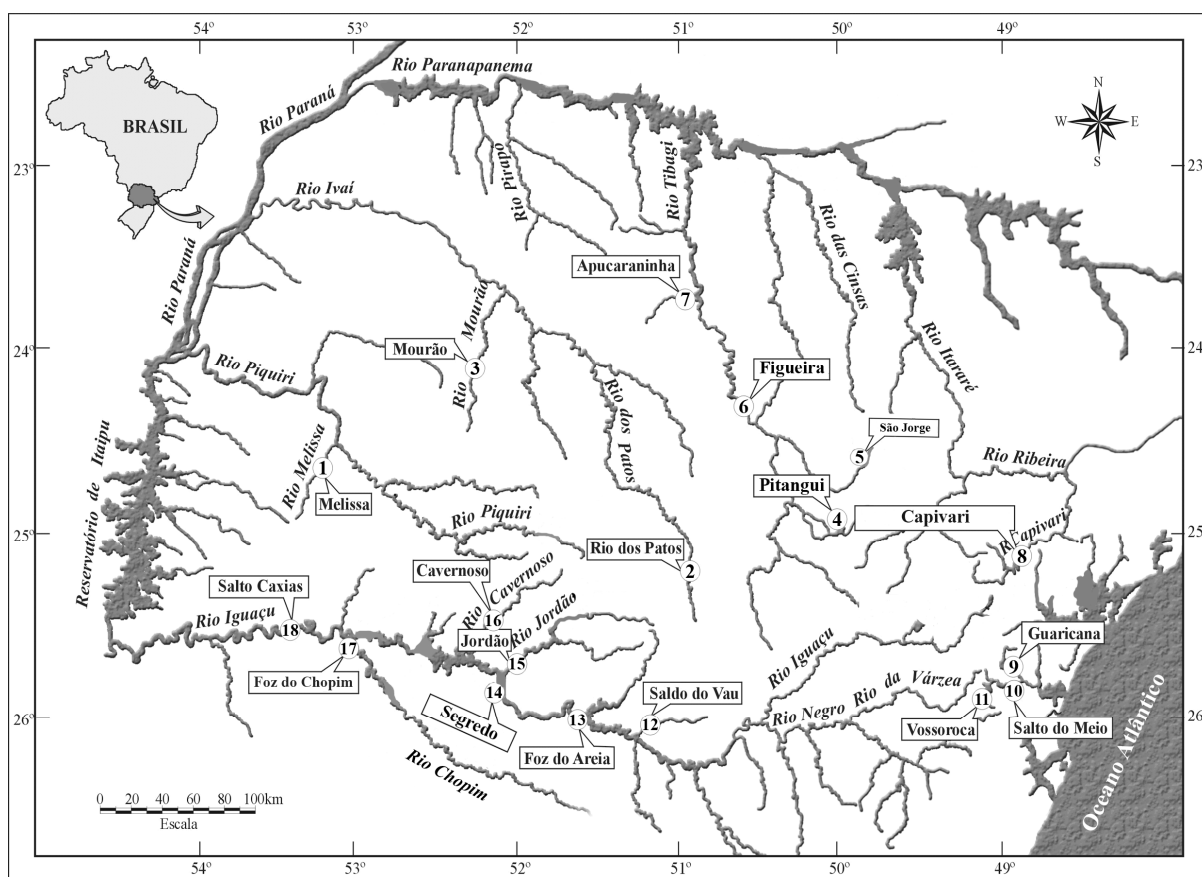


Figura 1 – Localização dos 18 reservatórios no estado do Paraná, amostrados no período de janeiro de 2003 a dezembro de 2008.

A bacia hidrográfica do Iguaçu é a maior do Estado do Paraná abrangendo uma área de aproximadamente 72.000 km², onde estão localizados os reservatórios de Salto do Vau, Foz do Areia, Segredo, Jordão, Cavernoso, Chopim e Caxias . A segunda maior bacia, do Rio Ivaí, possui área de drenagem de 36.899 km², nela estão localizados os reservatórios de Rio dos

Patos e Mourão . O reservatório de Melissa, está localizado na bacia do rio Piquiri que apresenta área de drenagem total de 24.731 km² (Tabela 1; Fig. 1).

Tabela 1. Informações descritivas para os 18 reservatórios estudados no período de janeiro de 2003 a dezembro de 2008, em cinco bacias hidrográficas, localizadas no estado do Paraná. FA = Fio d'água; AC = Acumulação; CAB = Cabeceira, INT = Intermediário; FOZ = Foz do rio. Referências consultadas: Júlio Jr. et al. (2005), Angelini and Gomes (2008), Gubiani et al. (2012).

Reservatório	Rio	Bacia	Ano de fechamento	Idade (anos)	Área (Km²)	Modo de operação	Localização ao longo do gradiente longitudinal
Melissa	Melissa	Piquiri	1962	51	2,9	FA	INT
Rio dos Patos	Patos	Ivaí	1949	64	1,3	FA	CAB
Mourão	Mourão	Ivaí	1964	49	11,3	AC	INT
Pitangui	Pitangui	Tibagi	1911	102	0,2	FA	INT
São Jorge	Pitangui	Tibagi	1945	68	7,2	AC	INT
Figueira	Laranjinha	Tibagi	1963	50	0,2	FA	INT
Apucarantina	Apucarantina	Tibagi	1958	55	2,0	FA	FOZ
Capivari	Capivari	Litorânea	1970	43	12,0	AC	INT
Guaricana	Arraial	Litorânea	1957	56	7,0	AC	CAB
Salto do Meio	Cubatão	Litorânea	1931	82	0,1	FA	FOZ
Vossoroça	São João	Litorânea	1949	64	5,1	AC	CAB
Salto do Vau	Palmital	Iguaçu	1959	54	2,0	FA	FOZ
Foz do Areia	Iguaçu	Iguaçu	1980	33	139,0	AC	INT
Salto Seguedo	Iguaçu	Iguaçu	1992	21	82,5	AC	INT
Foz do Jordão	Jordão	Iguaçu	1996	17	3,4	FA	FOZ
Cavernoso	Cavernoso	Iguaçu	1965	48	2,9	FA	INT
Chopim	Chopim	Iguaçu	1970	43	2,9	FA	FOZ
Salto Caxias	Iguaçu	Iguaçu	1998	15	124,0	FA	FOZ

Amostragens

As coletas foram realizadas trimestralmente, de janeiro de 2003 a dezembro de 2008 em três pontos para cada reservatório (barragem, intermediário e remanso). Para a captura dos peixes foram utilizadas redes de espera simples, com malhas variando de 2,4 a 16 cm entre nós não adjacentes, três malhas de 6 a 8 cm entre nós e redes de arrasto de 0,5 cm de abertura

de malha. As redes de espera foram expostas por um período de 24 horas, com despescas as 8, 16 e 22 horas, enquanto que os arrastos foram efetuados no período diurno e noturno. Os peixes capturados foram eutanasiados em solução de benzocaína (250 mg/l), como sugerido pela AVMA (2001), colocados em sacos plásticos e fixados em formol a 10%. Além disso, eles foram etiquetados quanto ao local, aparelho de pesca, turno e mês de coleta, em seguida armazenados em tambores de polietileno para posterior análise. Em laboratório, os peixes foram lavados em água corrente e conservados em álcool 70%. Alguns dias antes da análise, os peixes foram lavados, novamente em água corrente, para retirada e volatilização do álcool.

Após o processo de lavagem, os peixes foram separados e identificados ao menor nível taxonômico possível, de acordo com Garavello et al. (1997), Shibatta et al. (2002), Ingenito et al. (2004), Graça and Pavanelli (2007) e Baumgartner et al. (2012). Lotes de peixes de cada reservatório foram depositados na coleção ictiológica da Universidade Estadual de Maringá. A classificação das espécies em nativas e não nativas para cada reservatório, foi realizada por meio de consulta bibliográfica em artigos científicos, livros e relatórios técnicos. Foram consideradas como espécies não nativas aquelas provenientes de outras regiões biogeográficas e as introduzidas a partir de sub-bacias adjacentes. Após a construção das listas, uma matriz geral (reservatórios x espécies) foi analisada e corrigida por especialistas da área.

Matriz de dados

Para representar a hipótese de aceitação biótica foi utilizada a matriz de dados ambientais locais, como: média de temperatura da água (°C), transparência (disco de Secchi; cm), pH (pHmetro, Cole-Palmer), condutividade elétrica (condutímetro digital - FEMTO, em $\mu\text{S}/\text{cm}$) e oxigênio dissolvido (método de Winkler; mg/L). Para representar a hipótese de atividade humana foi utilizada a matriz de dados regionais com as seguintes variáveis: área total do reservatório, idade do reservatório, tipo de operação (i.e. fio d'água ou acumulação) e localização do reservatório no gradiente longitudinal do rio (i.e. cabeceira, intermediário e foz) (Tabela 1). Para representar a hipótese de resistência biótica foi utilizada a matriz de dados biológicos com as seguintes variáveis: índice de diversidade de Shannon (Magurran, 1988) e riqueza de espécies nativas (S, número de espécies).

Análise dos dados

Para verificar quais fatores (locais, regionais ou biológicos) foram mais importantes para explicar a magnitude da riqueza de espécies não nativas nos reservatórios foi utilizado

um modelo linear/não linear generalizado - GLZ (função de link logaritimizada e distribuição normal). A riqueza de espécies nativas foi previamente log-transformada para atender os pressupostos da análise. A seleção do modelo foi baseada no Critério de Informação de Akaike modificado para pequenas amostras, nas quais o número de parâmetros livres, p , excede, $n/40$ (AICc, Burnham and Anderson 2002; Johnson and Omland 2004). AICc foi usado como critério de seleção de modelos, pois considera tanto a qualidade do ajuste como a complexidade do modelo, permitindo que vários modelos e hipóteses sejam comparados simultaneamente.

De cada conjunto de variáveis das matrizes local, regional e biológica, foi selecionado um modelo. A partir dos valores de AICc obtidos para cada modelo ajustado, aquele que apresentou menor valor de AICc (AICc min) foi selecionado. Afim de quantificar o quão bem o modelo i representa os dados em relação ao modelo de AICc min, foram computadas as verossimelhanças individuais (W_i) pela seguinte expressão (Johnson and Omland 2004):

$$W_i = \frac{\exp(-1/2 (\text{AICc } i - \text{AICc min}))}{\sum_{j=i}^R \exp(-1/2 (\text{AICc } j - \text{AICc min}))}$$

O peso de Akaike (W_i) pode ser interpretado como a probabilidade de que o modelo i é o melhor modelo para os dados observados, dado o conjunto candidato de modelos, sendo interpretados os modelos com $W_i < 0,05$.

Resultados

Composição ictiofaunística

Durante o período de estudo foram capturadas 134 espécies nos reservatórios avaliados (Apêndice 1). A variação espacial do número de espécies nativas foi de 14 no reservatório de Guaricana a 42 no reservatório de Figueira. Para não nativas a variação espacial foi de uma, no reservatório de Salto do Vau, a 14 no reservatório de Foz do Areia. O índice de diversidade médio variou entre 1,01 no reservatório Mourão e 2,38 em Salto Caxias.

Variáveis ambientais

A variação na temperatura média da água para o período de estudo foi de 18,3 °C no reservatório de Salto do Meio e 24,3 °C no reservatório de Salto Caxias e a condutividade média da água variou entre 25,3 µS/cm no reservatório de Guaricana e 67,2 µS/cm no reservatório de Capivari (Tabela 2).

Tabela 2. Sumário (média ± erro padrão) das variáveis ambientais amostradas em 18 reservatórios no estado do Paraná, Brasil, durante o período de janeiro de 2003 a dezembro de 2008. T = Temperatura; Tr = Transparência; CE = Condutividade elétrica; OD = Oxigênio Dissolvido.

Reservatório	T (°C)	Tr (cm)	pH	CE (µS/cm)	OD (mg/L)
Melissa	21,54±0,39	0,40±0,03	6,40±0,06	32,95±0,78	7,66±0,09
Rio dos Patos	19,69±0,38	0,72±0,04	6,54±0,04	45,73±0,91	7,58±0,08
Mourão	23,71±0,26	1,04±0,05	6,38±0,05	25,84±0,35	6,97±0,05
Pitanguí	20,88±0,37	0,85±0,03	6,97±0,05	45,65±0,88	7,17±0,17
São Jorge	20,54±0,27	0,73±0,03	7,09±0,06	50,42±0,82	7,12±0,10
Figueira	22,15±0,41	0,59±0,04	6,70±0,03	50,98±0,62	7,19±0,08
Apucarantina	23,65±1,91	1,10±0,06	6,61±0,04	34,13±0,62	7,48±0,09
Capivari	21,85±0,25	1,64±0,05	7,10±0,04	67,17±0,87	7,30±0,11
Guaricana	18,51±0,32	1,34±0,07	6,46±0,06	25,28±0,56	7,92±0,11
Salto do Meio	18,30±0,28	1,41±0,06	6,63±0,05	38,24±0,53	7,71±0,08
Vossoroca	20,77±0,31	1,71±0,06	6,75±0,06	44,06±0,66	7,11±0,10
Salto do Vau	19,36±0,32	1,32±0,05	6,10±0,05	29,03±0,64	7,37±0,07
Foz do Areia	22,13±0,27	1,14±0,06	6,91±0,06	58,14±0,86	7,29±0,10
Salto Seguedo	20,84±0,25	1,77±0,05	6,42±0,04	48,69±0,65	6,42±0,12
Foz do Jordão	22,02±0,35	1,51±0,06	6,27±0,04	32,13±0,99	7,13±0,08
Cavernoso	21,64±0,53	1,39±0,14	6,66±0,08	36,81±0,73	7,38±0,11
Chopim	21,84±0,41	1,38±0,13	6,65±0,05	28,85±0,61	7,40±0,09
Salto Caxias	24,28±0,25	2,31±0,10	6,71±0,04	42,42±0,49	7,49±0,12

Seleção do modelo

O modelo que teve o melhor ajuste, com menor valor de W_i , foi aquele representado pela matriz de dados locais (Tabela 3). As variáveis temperatura média da água (Figura 2a) e condutividade elétrica (Figura 2b) foram as que melhor explicaram a riqueza de espécies não nativas. De acordo com os resultados uma relação diretamente proporcional entre essas variáveis foi observada, ou seja, conforme ocorre elevação de temperatura e condutividade há aumento de espécies não nativas. As variáveis explanatórias do modelo selecionado explicaram 44% da variação da riqueza de espécies não nativas (Tabela 3). Assim, por meio da análise dos dados, assumimos que a hipótese de aceitação biótica melhor explicou o

aumento da riqueza de espécies não nativas em reservatórios, ou seja, essas variáveis atuam como facilitadores no processo de invasão nesses ambientes.

Tabela 3. Resultados do modelo linear/não linear generalizado (GLZ) obtidos pelo critério de informação de Akaike (AICc) para as três hipóteses de invasibilidade, avaliadas para os 18 reservatórios amostrados, durante o período de janeiro de 2003 a dezembro de 2008, no estado do Paraná, Brasil. Matrizes e descrição das variáveis com menor AICc. R²= variabilidade explicada.

Matrizes	Variáveis	AICc	Wi	R²
Locais	Médias de temperatura e condutividade	84,69		0,44
Regionais	Categoria, localização e resíduo da área	88,94	0,01	0,46
Biológicas	Média de diversidade e log da riqueza das nativas	88,06	0,02	0,38

Discussão

Os resultados confirmaram que variáveis associadas a aceitação biótica foram mais expressivas para explicar o número de espécies não nativas em reservatórios. A aceitação biótica sugere que os padrões de riqueza dessas espécies são, em grande parte, o resultado de condições ambientais favoráveis (Stohlgren et al. 2006, Fridley et al. 2007). Uma introdução bem sucedida ocorre quando as características do ambiente de origem do invasor correspondem às características do novo local (Espínola and Júlio Jr 2007). O estabelecimento de espécies não nativas envolve interações complexas entre as características físicas e biológicas do meio receptor (Quist et al. 2005, Hayes and Barry 2008) e as características biológicas das espécies introduzidas (i.e. hábito alimentar, alto potencial reprodutivo, cuidado parental, múltiplas desovas ao longo do ano), de modo que espécies que possuem características que facilitam a colonização, como por exemplo, a obtenção de recursos alimentares, têm maior probabilidade de sucesso na invasão (Agostinho et al. 2006). O sucesso na colonização, observado para espécies não nativas nos reservatórios estudados, pode ser a soma de características favoráveis do ambiente e a biologia das espécies. Por exemplo, espécies do gênero *Cichla*, nativas da Bacia Amazônica, são bem adaptadas à habitar águas lânticas, quentes e transparentes (Winemiller 2001). Espínola et al. (2010) observaram que reservatórios que apresentaram temperaturas da água elevada favoreceram a colonização por *Cichla kelberi* na Bacia do alto rio Paraná. As estratégias de sobrevivência

das espécies são fortemente relacionadas com as características dos seus habitats, devido à seleção natural dessas estratégias (Mann et al. 1990).

Peixes invasores bem sucedidos tendem a tolerar amplos limites de condições ambientais (Kolar and Lodge 2002, Petesse and Petrere Jr. 2011). *Tilapia rendalli*, por exemplo, apresenta várias características intrínsecas que a categorizam como uma eficiente invasora na ocupação de reservatórios, dentre essas características destacam-se sua flexibilidade alimentar, a alta aptidão em encontrar alimento sob condições de baixa disponibilidade, apresentando desovas múltiplas e cuidado parental, além de elevada rusticidade e tolerância a condições ambientais adversas a outras espécies (Ogutu-Ohwayo 1990, McKaye et al. 1995, Pérez et al. 2003; 2004). Outros estudos têm observado que características físicas e químicas da água favorecem a colonização e o estabelecimento de espécies não nativas em reservatórios (Nogueira et al. 2005, Rodgher et al. 2005). Características como maior transparência da água, elevadas concentrações de nutrientes, locais ricos em matéria orgânica (Espínola et al. 2010) também têm sido associados a maior riqueza de espécies não nativas. Reservatórios localizados próximos a grandes centros urbanos podem apresentar maior aporte de nutrientes (Espínola et al. 2010) e conseqüentemente, aumento na condutividade elétrica da água devido a poluição urbana difusa, causada por exemplo, pelo vazamento de esgotos (Rose, 2007). Todas essas características são comuns em reservatórios como os aqui estudados, o que permitiu que características ambientais locais fossem os principais colaboradores para determinar a riqueza de espécies não nativas nesses ambientes.

Por outro lado, a diversidade de espécies nativas teve importância secundária, ou seja, os reservatórios em estudo tiveram capacidade de suportar tanto elevados níveis de diversidade de espécies nativas como de não nativas. O número de espécies coexistindo em um local é dependente da magnitude da heterogeneidade espacial na região. Dentro de um domínio biogeográfico, a composição de espécies nativas seria capaz de saturar as regiões com baixa heterogeneidade de habitats, dificultando a invasibilidade, pois todas as combinações de condições seriam ocupadas por espécies já existentes. Em contraste, esse mesmo conjunto de espécies seria cada vez menos capaz de saturar regiões com maior heterogeneidade de habitats (Fridley et al. 2007). Segundo os mesmos autores, locais com maior disponibilidade de habitats e maior riqueza natural, seriam mais suscetíveis à invasão, pois o conjunto de espécies já existentes não poderia explorar plenamente a maior heterogeneidade de condições nessas regiões. A construção de uma barragem implica em

mudanças estruturais no habitat, resultando no desaparecimento de espécies intolerantes ou não pré adaptadas as novas condições lânticas da água (Agostinho et al. 2007, Petesse and Petrere Jr. 2012). O distúrbio causado pela construção do reservatório, o desaparecimento de espécies, a heterogeneidade espacial e a disponibilidade de recursos alimentares (Havel et al. 2005) podem ter disponibilizado ambientes para a colonização por espécies não nativas nos reservatórios estudados, visto que espécies nativas não ofereceram resistência ao estabelecimento de novas espécies.

Em resumo, o presente trabalho demonstrou que fatores locais (i.e. temperatura e condutividade elétrica da água) foram importantes para determinar o número de espécies não nativas em reservatórios e que variáveis associadas a fatores regionais e biológicos foram menos explicativas. A hipótese de aceitação biótica que associa a riqueza de espécies não nativas com fatores ambientais favoráveis foi a que melhor explicou a invasibilidade nos reservatórios estudados. Um desafio adicional além do entendimento dos fatores que impulsionam a ligação entre represamentos e sua invasão é identificar as consequências para os ecossistemas (Johnson et al. 2008), pois a formação de lagos artificiais oferece maiores oportunidades para introdução de espécies que se difundem facilmente por toda a paisagem e a identificação desses fatores pode colaborar nos esforços destinados a prever e prevenir futuras invasões (Muirhead and MacIsaac 2005, Hulme 2006).

Referências

- Agostinho AA, Gomes LC, Pelicice FM (2007) Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil. Maringá: EDUEM, 501 pp
- Agostinho AA, Pelicice FM, Gomes LC (2008) Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Brazilian Journal of Biology* 68(4):1119-1132
- Agostinho AA, Pelicice FM, Júlio Jr HF (2006) Biodiversidade e introdução de espécies de peixes: Unidades de Conservação. In: Campos JB, Tossulino MDGP, Muller CRC (Eds.), Unidades de Conservação: ações para a conservação da biodiversidade. Instituto Ambiental da Paraná, Curitiba, pp 95-117
- Angelini R, Gomes LC (2008) O artesão dos ecossistemas: construindo modelos com dados. Maringá, EDUEM, 173 pp
- Baumgartner G, Pavanelli CS, Baumgartner D, Bifi AG, Debona T, Frana VA (2012). Peixes do baixo rio Iguaçu. Maringá: EDUEM, 203 pp
- Blackburn TM, Pyšek P, Bacher S, Carlton JT, Duncan R P, Jarošík V, Wilson JRU, Richardson DM (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 26(7): 333-339
- Bohn T, Sandlund OT, Amundsen P, Primicerio R (2004) Rapidly changing life history during invasion. *Oikos* 106(1): 138–150
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model Selection and Multi-model Inference: A Practical Information-Theoretic Approach, Springer
- Catford JA, Vesk PA, Richardson DM, Pyšek P (2012) Quantifying levels of biological invasion: towards the objective classification of invaded and invulnerable ecosystems. *Global Change Biology* 18(1): 44-62
- Colautti RI, Grigorovich IA, MacIsaac HJ (2006) Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biological Invasions* 8(5): 1023-1037

- Davis MA, Thompson K, Grime P (2005) Invasibility: the local mechanism driving community assembly and species diversity. *Ecography* 28(5): 696-704
- Didham RK, Tylianakis JM, Gemmill NJ, Rand TA, Ewers RM (2007). Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in Ecology & Evolution* 22(9): 489-496
- Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, Kawabata ZI, Knowler DJ, Lévêque C, Naiman R J, Prieur-Richard AH, Soto D, Stiassny MLJ, Sullivan CA (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81(2): 163-182
- Elton CS (1958) The ecology of invasions by plants and animals. *Methuen, London*, volume 18
- Espínola LA, Júlio Jr. HF (2007) Espécies invasoras: conceitos, modelos e atributos. *Interciência* 32(9): 580-585
- Espínola LA, Minte-Vera CV, Júlio Jr. HF (2010) Invasibility of reservoirs in the Paraná Basin, Brazil, to *Cichla kelberi* Kullander and Ferreira, 2006. *Biological Invasions* 12(6): 1873-1888.
- França V, Medri ME, Bianchini E, Shibatta OA, Pimenta JA (2002) O rio Tibagi no contexto hidrográfico paranaense. In: Medri ME, Bianchini E, Shibatta AO, Pimenta JA, eds. A bacia do rio Tibagi. Londrina: Medri, cap.3, pp 45-61
- Fridley JD, Stachowicz JJ, Naeem S, Sax DF, Seabloom EW, Smith MD, Stohlgren TJ, Tilman D, Holle BV (2007). The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* 88(1): 3-17
- Garavello JC, Pavanelli CS, Suzuki HI (1997) Caracterização da ictiofauna do rio Iguçu. In: Reservatório de Segredo: bases ecológicas para o manejo. UEM-Nupélia/COPEL. Maringá: EDUEM, pp 61-84
- Graça WJ, Pavanelli CS (2007) Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. Volume 1. Maringá: EDUEM, pp 241

Gubiani ÉA, Gomes LC, Agostinho AA (2012) Estimates of population parameters and consumption/biomass ratio for fishes in reservoirs, Paraná State, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 10(1): 177-188

Havel JE, Lee CE, Vander Zanden JM (2005) Do reservoirs facilitate invasions into landscapes?. *BioScience* 55(6): 518-525

Hayes KR, Barry SC (2008) Are there any consistent predictors of invasion success?. *Biological Invasions* 10(4): 483-506

Hulme PE (2006) Beyond control: wider implications for the management of biological invasions. *Journal of Applied Ecology* 43(5): 835-847

Ingenito LFS, Duboc LF, Abilhoa V (2004) Contribuição ao conhecimento da ictiofauna da Bacia do Alto Rio Iguaçu, Paraná, Brasil. *Arquivo de Ciências Veterinárias e Zoologia. UNIPAR* 7(1): 23-36

IUCN 2014. Red List of threatened species. IUCN, the World Conservation Union.

Johnson JB, Omland KS (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 19(2): 101-108

Johnson PT, Olden JD, Vander Zanden MJ (2008) Dam invaders: impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6(7): 357-363

Júlio Jr. HF, Thomaz SM, Agostinho AA, Latini JD (2005) Distribuição e caracterização dos reservatórios. In: Rodrigues L, Thomaz SM, Agostinho AA, Gomes LC. *Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais*. RIMA, São Carlos, pp 1-16

Kennedy TA, Naeem S, Howe KM, Knops JM, Tilman D, Reich P (2002) Biodiversity as a barrier to ecological invasion. *Nature* 417(6889): 636-638

Kolar CS, Lodge DM (2002). Ecological predictions and risk assessment for alien fishes in North America. *Science* 298(5596): 1233-1236

Leprieur F, Beauchard O, Blanchet S, Oberdorff T, Brosse S (2008) Fish invasions in the world's river systems: when natural processes are blurred by human activities. *PLoS Biology* 6(2): e28

Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 20(5): 223-228.

Magurran A (1988). *Ecological Diversity and its Measurement*. London, Croom Helm. 179 pp

Mann RHK, Mills CA, Crisp DT (1990) Geographical variation in the Life-history Tactics of some species of freshwater fish. In: Potts GW, Wootton RJ (eds.). *Fish reproduction: Strategies and Tactics*. Academic Press, London, pp 171-185

McKaye KR, Ryan JD, Stauffer Jr JR, Perez L JL, Vega GI, Berghe EP (1995). African tilapia in Lake Nicaragua: ecosystem in transition. *BioScience* 45(6): 406-411

Meyerson LA, Mooney HA (2007) Invasive alien species in an era of globalization. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5(4): 199-208

Moyle PB, Light T (1996) Biological invasions of fresh water: empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation* 78(1): 149-161

Moyle PB, Marchetti MP (2006) Predicting invasion success: freshwater fishes in California as a model. *BioScience* 56: 515-524

Muirhead JR, MacIsaac HJ (2005) Development of inland lakes as hubs in an invasion network. *Journal of Applied Ecology* 42(1): 80-90

Nogueira MG, Jorcin A, Vianna NC, Britto YCT (2005) Reservatórios em cascata e os efeitos na limnologia e organização das comunidades bióticas (fitoplâncton, zooplâncton e zoobentos): um estudo de caso no rio Paranapanema. In: Nogueira MG, Henry R, Jorcin A (eds) *Ecologias de reservatórios: impactos potenciais, ações de manejo e sistema em cascata*. Rima, São Carlos, pp 83-125

Ogutu-Ohwayo R (1990). The decline of the native fishes of lakes Victoria and Kyoga (East Africa) and the impact of introduced species, especially the Nile perch, *Lates niloticus*, and the Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Environmental Biology of Fishes* 27(2): 81-96

- Pérez JE, Alfonsi C, Nirchio M, Muñoz C, Gómez JA (2003). The introduction of exotic species in aquaculture: a solution or part of the problem?. *Interciencia* 28(4): 234-238
- Pérez JE, Muñoz C, Huaquín L, Nirchio M (2004). Riesgos de la introducción de tilapias (*Oreochromis* sp.)(Perciformes: Cichlidae) en ecosistemas acuáticos de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 77(1): 195-199
- Petesse ML, Petrere Jr. M (2012) Tendency towards homogenization in fish assemblages in the cascade reservoir system of the Tietê river basin, Brazil. *Ecological Engineering* 48: 109-116
- Quist MC, Rhael FJ, Hubert WA (2005) Hierarchical faunal filters: approach to assessing effects of habitat and non-native species on native fish. *Ecology of Fresh Water Fish* 14: 24-39
- Richardson DM, Pyšek P, Rejmánek M, Barbour MG, Panetta FD, West CJ (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and distributions* 6(2): 93-107.
- Richardson DM, Holmes PM, Esler KJ, Galatowitsch SM, Stromberg JC, Kirkman SP, Pyšek P, Hobbs RJ (2007) Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diversity and Distributions* 13(1): 126-139
- Rodgher S, Espíndola ELG, Rocha O, Fracácio R, Pereira RHG, Rodrigues MHS (2005) Limnological and ecotoxicological studies in the cascade of reservoirs in the Tietê river (São Paulo, Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 65(4): 697-710
- Rose S (2007). The effects of urbanization on the hydrochemistry of base flow within the Chattahoochee River Basin (Georgia, USA). *Journal of Hydrology* 341(1): 42-54
- Shea K, Chesson P (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17(4): 170-176
- Shibatta AO, Orsi ML, Bennemann ST, Silva-Souza AT (2002) Diversidade e distribuição de peixes na bacia do rio Tibagi. In: Medri ME, Bianchini E, Shibatta O A, Pimenta J A. A bacia do rio Tibagi, Londrina, Paraná, pp 403-423

Souza RCCL, Calazans SH, Silva EP (2009). Impacto das Espécies Invasoras no Ambiente Aquático. *Ciência e Cultura* 61: 35-41

Stohlgren TJ, Jarnevich C, Chong GW, Evangelista PH, Pyšek P, Kaplan Z, Richardson DM (2006) Scale and plant invasions: a theory of biotic acceptance. *Preslia* 78(4): 405-426

Taylor BW, Irwin RE (2004) Linking economic activities to the distribution of exotic plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101(51): 17725-17730

Vitule JRS (2009). Introdução de peixes em ecossistemas continentais brasileiros: revisão, comentários e sugestões de ações contra o inimigo quase invisível. *Neotropical Biology and Conservation* 4(2): 111-122.

Winemiller KO (2001) Ecology of peacock cichlids (*Cichla* spp.) in Venezuela. *Journal of Aquaculture and Aquatic Sciences* 9: 93-112

Almirón & Gómez, 2006

<i>Australoheros</i> sp.	x		x	x															
<i>Brycon hilarii</i> (Valenciennes, 1850)	x*						x*		x*										
<i>Brycon orbignyana</i> (Valenciennes, 1850)													x*						
<i>Bryconamericus iheringi</i> (Boulenger, 1887)														x	x	x	x		
<i>Bryconamericus ikaa</i> Casciotta, Almirón & Azpelicueta, 2004					x	x	x	x	x										
<i>Bryconamericus pyahu</i> Azpelicueta, Casciotta & Almirón, 2003						x	x	x	x										
<i>Bryconamericus</i> sp.	x						x	x											
<i>Bryconamericus</i> sp. 1														x	x	x	x	x	
<i>Bryconamericus stramineus</i> Eigenmann, 1908																			x
<i>Callichthys callichthys</i> (Linnaeus, 1758)	x*																		
<i>Characidium</i> aff. <i>zebra</i> Eigenmann, 1909																			
<i>Characidium</i> sp.					x	x	x		x										
<i>Cichlasoma paranaense</i> Kullander, 1983														x	x	x	x*		
<i>Clarias gariepinus</i> (Burchell, 1822)					x*	x*												x*	
<i>Corydoras</i> aff. <i>paleatus</i> (Jenyns, 1842)	x		x	x			x	x	x										x
<i>Corydoras carlae</i> Nijssen & Isbrücker, 1983						x													
<i>Corydoras ehrhardti</i> Steindachner, 1910	x	x	x	x					x					x				x	x

<i>Crenicichla britskii</i> Kullander, 1982											X		X	X
<i>Crenicichla haroldoi</i> Luengo & Britski, 1974													X	
<i>Crenicichla iguassuensis</i> Haseman, 1911			X	X	X	X	X			X				
<i>Crenicichla jaguarensis</i> Haseman, 1911											X		X	X
<i>Crenicichla</i> sp.				X										X
<i>Crenicichla yaha</i> Casciotta, Almirón & Gómez, 2006			X		X	X					X			
<i>Ctenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844)	X*		X*		X*	X*							X*	
<i>Cyanocharax</i> aff. <i>alburnus</i> (Hensel, 1870)				X										X
<i>Cyphocharax</i> cf. <i>santacatarinae</i> (Fernández-Yépez, 1948)					X									X
<i>Cyphocharax modestus</i> (Fernández- Yépez, 1948)														X
<i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	X*		X*	X*	X*	X*	X*	X*		X*	X*	X*		X*
<i>Deuterodon iguape</i> Eigenmann, 1907	X													
<i>Deuterodon langei</i> Travassos, 1957		X	X	X										
<i>Eigenmannia trilineata</i> López & Castello, 1966														X
<i>Eigenmannia virescens</i> (Valenciennes, 1836)														X
<i>Erythrinus erythrinus</i> (Bloch & Schneider, 1836)												X		

1801)

Geophagus brasiliensis (Quoy &
Gaimard, 1824)

x x x x x x x x x x x x x x x x x x x

Glanidium ribeiroi Haseman, 1911

x x x x x x

Gymnotus pantanal Fernandes, Albert,
Daniel-Silva, Lopes, Crampton &
Almeida-Toledo, 2005

x

Gymnotus sylvius Albert & Fernandes-
Matioli, 1999

x x* x x* x x x x x x x x x x x x

Heptapterus sp.

x

Hoplias aff. *malabaricus* (Bloch, 1794)

x x x x

Hoplias intermedius(Günther, 1864)

x

Hoplias sp. 1

x x x x x x x x* x* x* x* x* x* x*

Hoplias sp. 2

x x x x x x x

Hoplias sp. 3

x x x x x x x

Hoplosternum littorale (Hancock, 1828)

x*

x

x*

Hyphessobrycon boulengeri (Eigenmann,
1907)

x x x

x

Hypophthalmichthys molitrix
(Valenciennes, 1844)

x* x* x*

Hypophthalmichthys nobilis (Richardson,
1845)

x* x*

Hypostomus albopunctatus (Regan, 1908)

x* x x x

<i>Leporinus friderici</i> (Bloch, 1794)						X*											
<i>Leporinus macrocephalus</i> Garavello & Britski, 1988					X*			X*		X*		X*					
<i>Leporinus obtusidens</i> (Valenciennes, 1837)					X*			X*		X*							
<i>Leporinus octofasciatus</i> Steindachner, 1915					X*									X		X	
<i>Micropterus salmoides</i> (Lacépède, 1802)	X*	X*	X*	X*			X*			X*							
<i>Mimagoniates microlepis</i> (Steindachner, 1877)			X	X	X		X				X						
<i>Moenkhausia aff. sanctaefilomenae</i> (Steindachner, 1970)														X			
<i>Odontesthes bonariensis</i> (Valenciennes, 1835)								X*		X*							
<i>Odontostilbe</i> sp.																	X
<i>Oligosarcus longirostris</i> Menezes & Géry, 1983					X	X	X	X	X	X							
<i>Oligosarcus paranensis</i> Menezes & Géry, 1983												X	X	X	X	X	X
<i>Oligosarcus pintoii</i> Campos, 1945											X	X					
<i>Oligosarcus</i> sp.	X		X														
<i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus, 1758)	X*			X*	X*	X*		X*		X*	X*	X*	X*	X*	X*	X*	X*
<i>Pareiorhaphis</i> sp.														X			

<i>Phalloceros harpagos</i> Lucinda, 2008	x	x	x	x	x					x	x*			x*		x	x
<i>Piaractus mesopotamicus</i> (Holmberg, 1887)													x*	x*			
<i>Pimelodella cf. transitoria</i> Miranda Ribeiro, 1907		x															
<i>Pimelodus maculatus</i> La Cepède, 1803													x				
<i>Pimelodus ortmanni</i> Haseman, 1911						x	x	x	x		x						
<i>Plagioscion squamosissimus</i> (Heckel, 1840)													x*				
<i>Planaltina britskii</i> Menezes, Weitzman & Burns, 2003					x	x	x	x	x	x	x						
<i>Poecilia reticulata</i> Peters, 1859														x*			
<i>Prochilodus lineatus</i> (Valenciennes, 1836)	x*					x*	x*		x*		x*	x	x			x	x
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i> (Spix & Agassiz, 1829)	x*		x*											x	x		
<i>Pseudoplatystoma reticulatum</i> Eigenmann & Eigenmann, 1889											x*						
<i>Rhamdia branneri</i> Haseman, 1911					x	x	x	x		x	x						
<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	x	x	x	x									x	x	x	x	x
<i>Rhamdia voulezi</i> Haseman, 1911					x	x	x	x	x	x	x						
<i>Rineloricaria pentamaculata</i> Langeani & Araujo, 1994														x			
<i>Rineloricaria</i> sp.	x		x	x										x	x		x

<i>Rineloricaria</i> cf. <i>pentamaculata</i> Langeani & Araújo, 1994																X	X	
<i>Salminus brasiliensis</i> (Cuvier, 1816)	x*		x*			x*		x*	x*		x							
<i>Schizodon altoparanae</i> Garavello & Britski, 1990																X	X	
<i>Schizodon nasutus</i> Kner, 1858															X	X		
<i>Serrapinnus notomelas</i> (Eigenmann, 1915)													X					
<i>Serrapinnus</i> sp. 1																X	X	
<i>Steindachneridion melanodermatum</i> Garavello, 2005						X		X	X		X							
<i>Steindachnerina insculpta</i> (Fernández-Yépez, 1948)																X		
<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch, 1795												X		X				
<i>Tatia jaracatia</i> Pavanelli & Bifi, 2009						X			X									
<i>Tatia neivai</i> (Ihering, 1930)													X			X		
<i>Tilapia rendalli</i> (Boulenger, 1897)	x*	x*	x*	x*		x*	x*	x*	x*		x*	x*		x*	x*		x*	x*
Riqueza de espécies nativas	19	14	19	15	23	32	31	26	31	16	29	26	22	22	25	42	23	21
Riqueza de espécies não nativas	12	3	6	4	4	7	14	5	10	1	6	7	4	6	5	3	3	5
Diversidade média de nativas ± erro padrão	1,59± 0,13	1,12± 0,10	1,73± 0,05	1,02± 0,09	1,96± 0,09	2,04± 0,04	1,59± 0,10	1,94± 0,20	2,38± 0,04	1,74± 0,09	2,27± 0,02	1,01± 0,09	1,81± 0,08	1,48± 0,03	1,13± 0,11	2,3± 0,15	1,5± 0,13	1,11± 0,07