

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

ANA CRISTINA ALGERI EICHELBERGER

**ESPÉCIES NÃO-NATIVAS DESESTABILIZAM A ASSEMBLEIA DE PEIXES EM
RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS**

CASCADEL-PR

Abril/2018

ANA CRISTINA ALGERI EICHELBERGER

**ESPÉCIES NÃO-NATIVAS DESESTABILIZAM A ASSEMBLEIA DE PEIXES EM
RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS**

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 Ciências Ambientais.

Área de Concentração: Ciências Ambientais

Orientador: Éder André Gubiani

Co-orientador: Pitágoras Augusto Piana

CASCADEL-PR

Abril/2018

Ficha de identificação da obra elaborada através do Formulário de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da Unioeste.

Eichelberger, Ana Cristina Algeri
ESPÉCIES NÃO-NATIVAS DESESTABILIZAM A ASSEMBLEIA DE
PEIXES EM RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS / Ana Cristina Algeri
Eichelberger; orientador(a), Éder André Gubiani;
coorientador(a), Pitágoras Augusto Piana, 2018.
35 f.

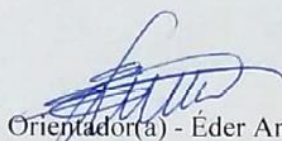
Dissertação (mestrado), Universidade Estadual do Oeste
do Paraná, Campus de Cascavel, Centro de Ciências
Biológicas e da Saúde, Programa de Pós-Graduação em
Conservação e Manejo de Recursos Naturais, 2018.

1. Diversidade-Estabilidade. 2. Invasões biológicas. 3.
Interações biológicas. 4. Espécies introduzidas. I. Gubiani,
Éder André . II. Piana, Pitágoras Augusto . III. Título.

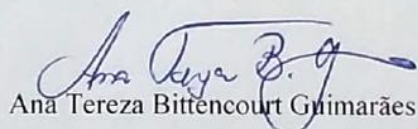
ANA CRISTINA ALGERI EICHELBERGER

**ESPÉCIES NÃO-NATIVAS DESESTABILIZAM A ASSEMBLEIA DE PEIXES EM
RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS**

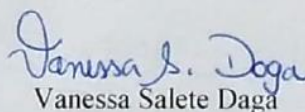
Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Conservação e Manejo de Recursos Naturais em cumprimento parcial aos requisitos para obtenção do título de Mestra em Conservação e Manejo de Recursos Naturais, área de concentração Ciências Ambientais, linha de pesquisa Biologia Comparada e Indicadores de Qualidade No Ambiente Aquático, APROVADO(A) pela seguinte banca examinadora:


Orientador(a) - Éder André Gubiani

Universidade Estadual do Oeste do Paraná - Campus de Toledo (UNIOESTE)


Ana Tereza Bittencourt Guimarães

Universidade Estadual do Oeste do Paraná - Campus de Cascavel (UNIOESTE)


Vanessa Salete Daga

Universidade Federal do Paraná (UFPR)

Defesa Realiza em 20 de abril de 2018.
Local: Sala 58 – Prédio Sala de Aula.

*Dedico este trabalho ao meu avô
Selvino José Algeri, que já não está
entre nós, mas sei que de onde
estiver, está me guiando,
iluminando, protegendo e dando
forças para que eu seja uma
profissional de sucesso.*

Agradecimento

Agradeço a Deus.

Ao meu orientador professor Éder André Gubiani, pela paciência, pelas correções, e acima de tudo pelo conhecimento compartilhado.

Em especial ao meu co-orientador professor Pitágoras Augusto Piana, pela amizade, por toda ajuda e pelas valiosas discussões e discernimentos.

À minha família que sempre esteve ao meu lado me apoiando e acreditando de que eu era capaz.

À meu namorado Bruno Henrique Aguiari, pelo companheirismo, carinho e compreensão nos momentos de ausência.

A todos meus amigos que estiveram presente nesta jornada e de alguma forma compartilharam momentos desta fase ao meu lado.

A CAPES pela bolsa de estudos concedida;

Ao Grupo de Pesquisas em Recursos Pesqueiros e Limnologia (GERPEL) pelo apoio logístico de coleta e análise das amostras.

Enfim, a todos que de alguma forma contribuíram para realização deste trabalho e acreditaram em mim, meu muito obrigado.

Dissertação elaborada e formatada segundo as normas do periódico científico: *Freshwater Biology*.
Disponível em:
<https://onlinelibrary.wiley.com/journal/13652427>.

SUMÁRIO

1. CAPÍTULO 1: ESPÉCIES NÃO-NATIVAS DESESTABILIZAM A ASSEMBLEIA DE PEIXES EM RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS.....	7
RESUMO.....	7
ABSTRACT.....	8
1. INTRODUÇÃO.....	9
2. METODOLOGIA.....	10
2.1 ÁREA DE ESTUDO.....	11
2.2 AMOSTRAGEM E PREPARAÇÃO DOS DADOS.....	11
2.3 MÉTRICAS DE INVASÃO VS ESTABILIDADE.....	15
3. RESULTADOS.....	16
4. DISCUSSÃO.....	19
AGRADECIMENTOS.....	22
REFERÊNCIAS.....	23

ESPÉCIES NÃO-NATIVAS DESESTABILIZAM A ASSEMBLEIA DE PEIXES EM RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS

Ana Cristina Algeri Eichelberger¹, Éder André Gubiani² e Pitágoras Augusto Piana²

¹Mestranda em Conservação e Manejo de Recursos Naturais, Universidade Estadual do Oeste do Paraná, Cascavel, Brasil.

²Grupo de Estudos em Recursos Pesqueiros e Limnologia (GERPEL), Universidade Estadual do Oeste do Paraná, Toledo, Brasil.

Correspondente: Ana Cristina Algeri Eichelberger, Universidade Estadual do Oeste do Paraná, Cascavel, Brasil. E-mail: anacristinaalgeri@gmail.com

Resumo

1. A estabilidade de uma comunidade depende da sua composição, riqueza e interações biológicas, bem como do relacionamento das espécies com o ambiente. A invasão de espécies influencia negativamente a estabilidade da comunidade e a força e o tipo das interações, podem estar relacionadas com a suscetibilidade da comunidade à invasão biológica. Isso porque, espécies não-nativas possuem maiores chances de invadirem e se estabelecerem em comunidades menos estáveis. No entanto, a estabilidade não é um atributo diretamente mensurável na comunidade e, modelos matemáticos foram desenvolvidos para fornecer parâmetros comparativos dos níveis de estabilidade das comunidades.

2. Neste contexto, o presente estudo avaliou se espécies de peixes não nativas causam instabilidade em assembleias de peixes em reservatórios neotropicais.

3. A estabilidade das comunidades foi mensurada por meio das métricas de resiliência e resistência extraídas com o uso do modelo autoregressivo multivariado de primeira ordem (MAR(1)), as quais foram relacionadas com o gradiente de riqueza e abundância (em número e biomassa) das espécies de peixes não-nativas.

4. Os reservatórios menos estáveis (menos resilientes e mais reativos) foram aqueles com maior riqueza e abundância de espécies de peixes não-nativas. Isso ocorreu possivelmente porque a estrutura das interações entre as espécies nativas foi modificada, em algum grau, com a introdução de uma nova espécie. Ainda, observamos que esse efeito desestabilizador se tornou sinérgico quando adicionadas mais espécies de peixes não-nativas.

Palavras-chave: Diversidade-Estabilidade; Invasões biológicas; Interações biológicas; Espécies introduzidas; Barramentos.

NON-NATIVE SPECIES DISSOLVE THE FISH ASSEMBLY IN NEOTROPICAL RESERVOIRS

Ana Cristina Algeri Eichelberger¹, Éder André Gubiani² e Pitágoras Augusto Piana

¹Master in Conservation and Management of Natural Resources, State University of Western Paraná, Cascavel, Brazil.

²Group of Studies in Fishery Resources and Limnology (GERPEL), State University of Western Paraná, Toledo, Brazil.

Correspondent: Ana Cristina Algeri Eichelberger, State University of Western Paraná, Cascavel, Brazil. Email: anacristinaalgeri@gmail.com

Abstract

1. The stability of a community depends on its composition, richness and biological interactions, as well as the relationship of species with the environment. Invasive species negatively influence community stability and the strength and type of interactions may be related to community susceptibility to biological invasion. This is because non-native species are more likely to invade and settle in less stable communities. However, stability is not a directly measurable attribute in the community, and mathematical models have been developed to provide comparative parameters of community stability levels.

2. In this context, this study sought to evaluate whether non-native species cause instability in freshwater fish communities in Neotropical reservoirs.

3. The stability of the communities was measured using resilience and resistance metrics using the first order multivariate autoregressive model (MAR (1)), which were related to the wealth and abundance gradient (in number and biomass) of species of non-native fish.

4. The less stable reservoirs (less resilient and more reactive) were those with the highest abundance and abundance of non-native fish species. This was possibly because the structure of interactions between native species was modified, to some degree, with the introduction of a new species. Furthermore, we observed that this destabilizing effect became synergistic when more non-native fish species were added.

Keywords: Diversity-Stability; Biological invasions; Biological interactions; Species introduced; Buses.

1 Introdução

Estabilidade é um tema central em ecologia (Paine, 1966; May, 1973; Pimm, 1984; Ives et al., 2003; Ives e Carpenter, 2007) e reflete a capacidade que uma comunidade ecológica possui de se manter em equilíbrio (Gunderson, 2000). O estado de equilíbrio, no entanto, pode ser estático ou dinâmico, uma vez que a comunidade pode retornar ao estado original, ou atingir um novo estado de equilíbrio em resposta a perturbações ou processos de restauração ocorridos (Beisner et al., 2003). A estabilidade está associada a dois conceitos ecológicos, que envolvem a resposta da comunidade às perturbações ambientais: a resistência e a resiliência. A resistência reflete a capacidade da comunidade em manter sua estrutura e funcionamento frente a determinada perturbação, sendo entendida como o máximo distanciamento do estado de equilíbrio que a comunidade pode atingir. Já a resiliência é o intervalo de tempo ocorrido desde a perturbação até o momento em que a comunidade atinge um novo equilíbrio (Holling, 1973; Ives et al., 2003; Levin & Lubchenco, 2008).

A estabilidade de uma comunidade depende da sua composição, riqueza e interações biológicas, bem como do relacionamento das espécies com o ambiente (Ives et al., 2003). Estudos têm indicado que a redução na diversidade tem influência negativa na estabilidade da comunidade (Tilman et al., 2006; Ives e Carpenter, 2007; Valone e Balaban-Feld, 2018). Em ambientes aquáticos continentais, a redução na riqueza e diversidade das comunidades nativas tem sido provocada principalmente por invasões biológicas (Pelicice e Agostinho, 2009), com consequente extinção local de espécies (Clavero e Garcia-Berthou, 2005). A invasão de espécies é considerada uma perturbação (Ruaro et al., 2018) e vem sendo apontada como uma das fontes causadoras de instabilidade nas comunidades (Lundberg et al., 2000; Scheffer et al., 2001; Ives e Carpenter, 2007). Além disso, fatores como força e o tipo das interações intra e interespecíficas estão relacionadas com a vulnerabilidade da comunidade às invasões biológicas (Irz et al., 2004; Mougi, 2012). Sabe-se que as espécies não-nativas possuem maiores chances de invadirem e se estabelecerem em comunidades menos estáveis (Leprieur, 2008), ou naquelas já invadidas por outras espécies, quando há a facilitação, direta ou indireta por outra espécie invasora, através de um processo conhecido como “fusão invasora” (Simberloff e

Von Holle, 1999). Porém estudos que testem hipóteses relacionadas à estabilidade das comunidades, considerando as interações biológicas, ainda são esparsos e restritos (Vilà et al., 2010; Valone e Balaban-Feld, 2018). Isso ocorre porque as interações entre as espécies não são atributos diretamente mensuráveis na comunidade (Jordano, 2016) e, além disso, a estabilidade de uma comunidade precisa ser mensurada em um longo prazo (Ives et al., 2003).

A fim de avliar as interações entre as espécies foi proposto o modelo autoregressivo multivariado de primeira ordem (MAR(1); Ives et al., 2003), o qual fornece uma aproximação da estabilidade da comunidade com base nas forças de interação entre as espécies (Ives et al., 2003; Hampton et al., 2013). O MAR(1) avalia as interações a partir das séries temporais multivariadas das espécies na comunidade e permite mensurar, adequadamente, as flutuações na estrutura da comunidade por meio de métricas de resistência e resiliência (Ives et al., 2003). Devido às interações entre as espécies, os sistemas flutuam mesmo na ausência de perturbações (Ives e Carpenter, 2007). Assim, como a inserção de uma nova espécie em uma comunidade provoca alterações no conjunto de interações, espera-se que a estabilidade também seja afetada (Jansen e Kokkoris, 2003).

A introdução de espécies não-nativas em ambientes aquáticos continentais é favorecida pela construção de barragens (Johnson et al., 2008; Ortega et al., 2015; Daga et al., 2015). Os reservatórios funcionam como trampolins para invasões devido às alterações nas características físicas, químicas e biológicas do ambiente natural, que obrigam as espécies nativas a se reorganizarem (Agostinho et al., 2016), facilitando assim o estabelecimento e a dispersão de espécies não-nativas (Havel et al., 2005; Ortega et al., 2015). Desse modo, entender o efeito que as espécies não-nativas causam sobre a estabilidade das comunidades é extremamente relevante e ainda pouco compreendido. Nesse contexto, este estudo avaliou os efeitos das espécies não-nativas sobre a estabilidade das comunidades de peixes em reservatórios Neotropicais. A estabilidade das comunidades foi mensurada por meio de métricas de resistência e resiliência, obtidas pelo uso de modelos autoregressivos multivariados (Ives et al., 2003). A hipótese avaliada foi que reservatórios com maior riqueza e abundância de espécies de peixes não-nativas possuem comunidades menos estáveis, ou seja, com menor capacidade de resistir (resistências) e se recuperar (resiliência) diante distúrbios.

2 Metodologia

2.1 Área de estudo

As amostragens da ictiofauna foram realizadas em 18 reservatórios Neotropicais (Fig. 1), distribuídos em três ecorregiões: Mata Atlântica Sudeste, Alto Paraná e Iguaçu (Abell et al., 2008). Os reservatórios abordados neste estudo são na maioria para a geração de energia hidrelétrica, os quais apresentam predominantemente modo de operação por fio d'água, com idades variando de 21 a 107 anos e áreas de menos de 01 km² a mais de 200 km² (Tabela 1).

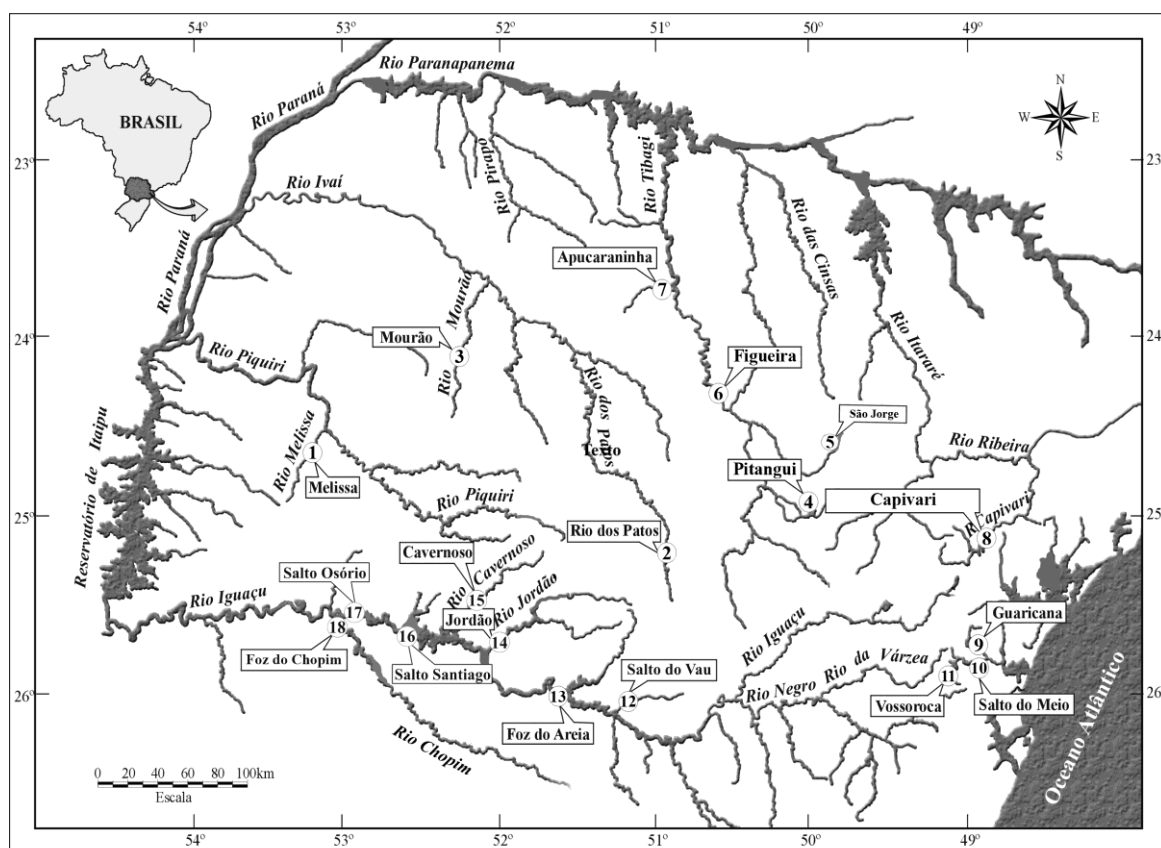


Figura 1 Mapa do estado do Paraná, com destaque da localização dos 18 reservatórios amostrados.

2.2 Amostragem e preparação dos dados

Para os reservatórios de Salto Santiago e Salto Osório, amostragens foram realizadas trimestralmente, enquanto que para os demais, as amostragens foram bimestralmente, durante o período de 2002 a 2009. O número de locais

amostrados variou de acordo com o tamanho do reservatório (Tabela 1). Para a captura dos peixes foram utilizadas redes de espera simples, com malhas variando de 25 a 160 mm entre nós não adjacentes e redes de espera três malhas de 60 a 80 mm entre nós. As redes de espera foram expostas por um período de 24 horas, com revistas às 8, 16 e 22 horas. Os peixes capturados foram eutanasiados, fixados em formol a 10%. Em laboratório, os peixes foram lavados em água corrente e conservados em álcool 70% para análise. Os peixes foram identificados de acordo com Garavello et al. (1997), Shibatta et al. (2002), Ingenito et al. (2004), Graça e Pavanelli (2007) e Baumgartner et al. (2012), além de contados e pesados (g).

TABELA 1 Características dos 18 reservatórios amostrados entre os anos de 2002 e 2009 nas três ecorregiões estudadas.

Reservatórios	Ecorregião	Modo de operação	Locais de amostragem	Coletas temporais	Ano de fechamento	Área do reservatório (Km ²)
Apucarantina	Alto Paraná	Acumulação	2	21	1958	2
Figueira	Alto Paraná	*	1	28	1963	0,2
Pitangui	Alto Paraná	Fio d'água	1	27	1911	0,2
São Jorge	Alto Paraná	Acumulação	2	31	1945	7,2
Rio dos Patos	Alto Paraná	Fio d'água	2	27	1949	1,3
Mourão	Alto Paraná	Fio d'água	3	23	1964	11,3
Melissa	Alto Paraná	Fio d'água	1	23	1962	2,9
Salto do Vau	Iguaçu	Fio d'água	2	24	1959	2
Foz do Areia	Iguaçu	Acumulação	3	27	1980	139
Jordão	Iguaçu	Fio d'água	2	26	1996	3,4
Cavernoso	Iguaçu	Fio d'água	1	26	1965	2,9
Chopim I	Iguaçu	Fio d'água	1	27	1963	2,9
Salto Santiago	Iguaçu	Acumulação	3	52	1979	208
Salto Osório	Iguaçu	Fio d'água	3	52	1971	51
Capivari	Sudeste Mata Atlântica	Fio d'água	3	24	1970	12
Guaricana	Sudeste Mata Atlântica	Fio d'água	2	26	1957	7

Reservatórios	Ecorregião	Modo de operação	Locais de amostragem	Coletas temporais	Ano de fechamento	Área do reservatório (Km ²)
Vossoroca	Sudeste Mata Atlântica	Acumulação	2	26	1949	5,1
Salto do Meio	Sudeste Mata Atlântica	Fio d'água	2	26	1931	0,1

* A usina de Figueira, por ser termoeletrica não possui reservatório, porém, em função da retirada de água para as caldeiras e do lançamento de efluentes, as amostragens foram realizadas no rio Laranjinha, afluente da margem esquerda do rio das Cinzas.

As espécies registradas em cada reservatório foram classificadas em nativas e não-nativas, por meio de consulta em artigos científicos, livros, relatórios técnicos e conferência final por especialista.

Para testar nossa hipótese, nós realizamos uma série de etapas (Fig. 2). Inicialmente, os dados foram organizados em dois conjuntos: i) um para obter a métrica de invasibilidade e ii) outro para as métricas de estabilidade. O primeiro conjunto foi composto de três variáveis associadas às espécies não-nativas em cada reservatório: riqueza de espécies e abundâncias numérica e em peso dos indivíduos. Para riqueza consideramos o número de espécies não-nativas observadas em todo período amostral em cada reservatório. As abundâncias foram padronizadas pelas capturas totais em número (unidade) e peso (kg) de indivíduos não-nativos por m² de rede durante 24h. Esse conjunto de dados foi sumarizado pela análise de componentes principais (PCA). Para evitar a interpretação de gradientes de variação de baixa relevância, os eixos da PCA retidos para posteriores análises foram aqueles com autovalores superiores aos esperados pelo modelo de *Broken-stick* (Jackson, 1993). Esse procedimento visou gerar um gradiente genérico que representa o grau de invasão dos reservatórios a partir de variáveis relacionadas à presença e à abundância das espécies não-nativas. A PCA foi calculada com o pacote Vegan (Oksanen et al., 2017), no programa R (R Core Team, 2017).

O segundo conjunto de dados foi composto pelas séries temporais das abundâncias padronizadas (kg/m² de rede/24h) das espécies de cada reservatório. Este conjunto foi utilizado para mensurar as métricas de estabilidade (resiliência e resistência) obtidas pelo uso modelo de série temporal multivariado

auto-regressivo de primeira ordem (MAR(1)), descrito em Ives et al. (2003). O modelo MAR (1) tem a seguinte forma:

$$\mathbf{X}_t = \mathbf{B}\mathbf{X}_{t-1} + \mathbf{E}_t$$

No qual, $\mathbf{X}_t$ é o vetor $n \times 1$ de abundância em peso para cada uma das n espécies no tempo t , $\mathbf{B}$ é uma matriz de interação $n \times n$, cujos elementos n_{ij} descrevem o efeito da densidade das espécies j na taxa de crescimento per capita das espécies i . $\mathbf{E}_t$ é o vetor de erros de processo, o qual é assumido como sendo extraído de uma distribuição normal multivariada de média zero e matriz de covariância Σ . As séries temporais foram transformadas em $\log(x+1)$ para melhor aproximar as relações não lineares entre as espécies (Ives et al., 2003). Para evitar influências demasiadas de espécies com baixa frequência de ocorrência ou frequentemente ausentes, foram utilizadas apenas as espécies que ocorreram em pelo menos 75% das amostras.

Como em determinados reservatórios algumas coletas não foram realizadas, nós seguimos as recomendações de Hampton et al. (2013) e Ives et al. (2003) para preencher falhas entre valores não consecutivos na série temporal (argumento `fill.gap=1` na função `prepare.data()` do pacote MAR1). Os modelos MAR(1) foram ajustados com um método exaustivo de procura real pelos valores dos n parâmetros de cada modelo, através do argumento `search="exhaustive.true"`, na função `run.mar()` do pacote MAR1 (Scheef, 2013) no software R (R Core Team, 2017). As propriedades interpretadas do MAR(1), descritas por Ives et al. (2003), foram três métricas relacionadas à resiliência e duas métricas relacionadas à resistência do sistema (Tabela 2).

Tabela 2 Descrição das métricas de estabilidade (resiliência e resistência) interpretados do modelo autoregressivo multivariado de primeira ordem (MAR(1)), conforme recomendados por Ives et al. (2003).

Atributo	Métrica	Significado	Interpretação
Resiliência	$\det(\mathbf{B})^{2/p}$	Determinante de $\mathbf{B}$	Valores mais baixos indicam comunidades com maior resiliência e mais estáveis.
Resiliência	$\text{Max}(\lambda_{\mathbf{B}})$	Autovalor dominante de $\mathbf{B}$	Valores mais baixos indicam comunidades com maior resiliência e mais estáveis.

Resiliência	$\text{Max}(\lambda_{\mathbf{B} \otimes \mathbf{B}})$	Máximo autovalor do produto de Kronecker	Valores mais elevados indicam comunidades com taxas de retorno mais lentas e menos estáveis.
Resistência	$-\text{tr}(\Sigma)/\text{tr}(\mathbf{V}_\infty)$	Traço do processo de erro sobre o traço da matriz de covariância $p \times p$, ($\mathbf{V}_\infty$)	Valores menos negativos (mais elevados) indicam comunidades com menor resistência e menos estáveis.
Resistência	$\text{Max}(\lambda_{\mathbf{B}'\mathbf{B}}) - 1$	Autovalor dominante da matriz $\mathbf{B}'\mathbf{B}$	Valores mais elevados indicam comunidades com menor resistência e menos estáveis.

2.3 Métricas de invasão vs estabilidade

Para avaliar a relação entre o grau de invasão e a estabilidade das comunidades, as métricas de resiliência e resistência obtidas a partir dos modelos MAR(1) para cada reservatório foram separadamente correlacionadas com o gradiente de invasão gerado na PCA, através de correlações de Pearson (função `cor.test()` do pacote Stats) (R Core Team, 2017), ao nível de significância de 5%.

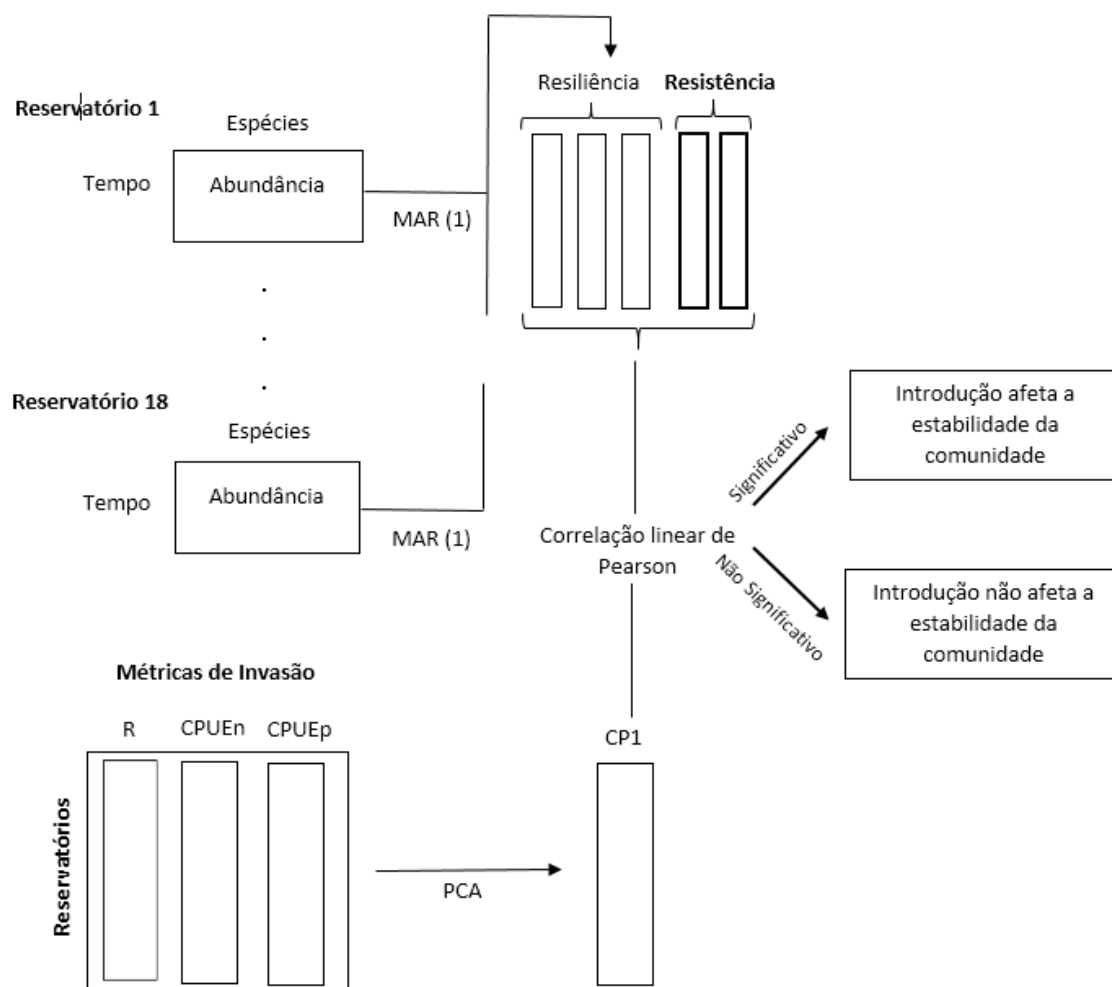


Figura 2 Fluxograma das análises estatísticas.

3 Resultados

No total foram capturadas 135 espécies de peixes, distribuídas em 25 famílias e seis ordens. A riqueza de espécies não-nativas variou de duas a 16 espécies, enquanto que a de nativas foi de 15 a 50 espécies. A ecorregião itciofaunística que apresentou maior riqueza de espécies de peixes foi a do Alto Paraná, com 83 espécies registradas, das quais 10 foram não-nativas (Tabela 3). A ecorregião do Iguaçu apresentou a maior quantidade de espécies não-nativas (25) e somente 45 nativas (Tabela 3). Para a Mata Atlântica Sudeste foram registradas 23 espécies nativas e 13 não-nativas (Tabela 3).

Tabela 3 Resultados da riqueza de espécies nativas e não-nativas, porcentagem e abundância (em número de indivíduos (CPUE_n) e biomassa (CPUE_p)), por reservatório.

Reservatório	Riqueza de nativas	Riqueza de não-nativas	Porcentagem (%) de não-nativas/nativas	CPUE _n	CPUE _p
Apucarantina	28	4	14%	0,720	4,480
Figueira	50	1	2%	0,332	0,428
Pitangui	24	2	8%	0,135	2,900
São Jorge	26	4	15%	0,306	10,76
Rio dos Patos	25	4	16%	0,570	0,669
Mourão	27	6	22%	3,795	19,41
Melissa	25	6	24%	0,593	16,64
Salto do Vau	15	2	13%	0,046	0,052
Foz do Areia	31	16	51%	4,372	9,810
Jordão	26	7	26%	0,639	1,651
Cavernoso	24	4	16%	0,291	0,835
Chopim I	30	8	26%	0,923	1,650
Salto Santiago	28	9	32%	0,543	6,534
Salto Osório	24	9	37%	1,880	34,60
Capivari	18	12	66%	3,241	131,7
Guaricana	14	3	21%	0,519	89,62
Vossoroca	16	4	25%	0,885	32,54
Salto do Meio	18	6	33%	0,375	0,569

As variáveis associadas às espécies não-nativas: riqueza de espécies, abundância numérica e abundância em peso apresentaram-se moderadamente correlacionadas entre si ($r > 0,4$). Seguindo o critério de *Broken-Stick*, o primeiro eixo da PCA foi o único retido (autovalor = 2,16; 72% da variabilidade) e o gradiente gerado sumarizou negativamente todas as variáveis (Fig. 3). Dessa forma, o gradiente expresso nesse componente foi utilizado nas análises posteriores como indexador do nível de invasão de cada reservatório e, devido às correlações apresentadas, maiores valores nesse eixo (PC1) indicaram menor invasão nos reservatórios.

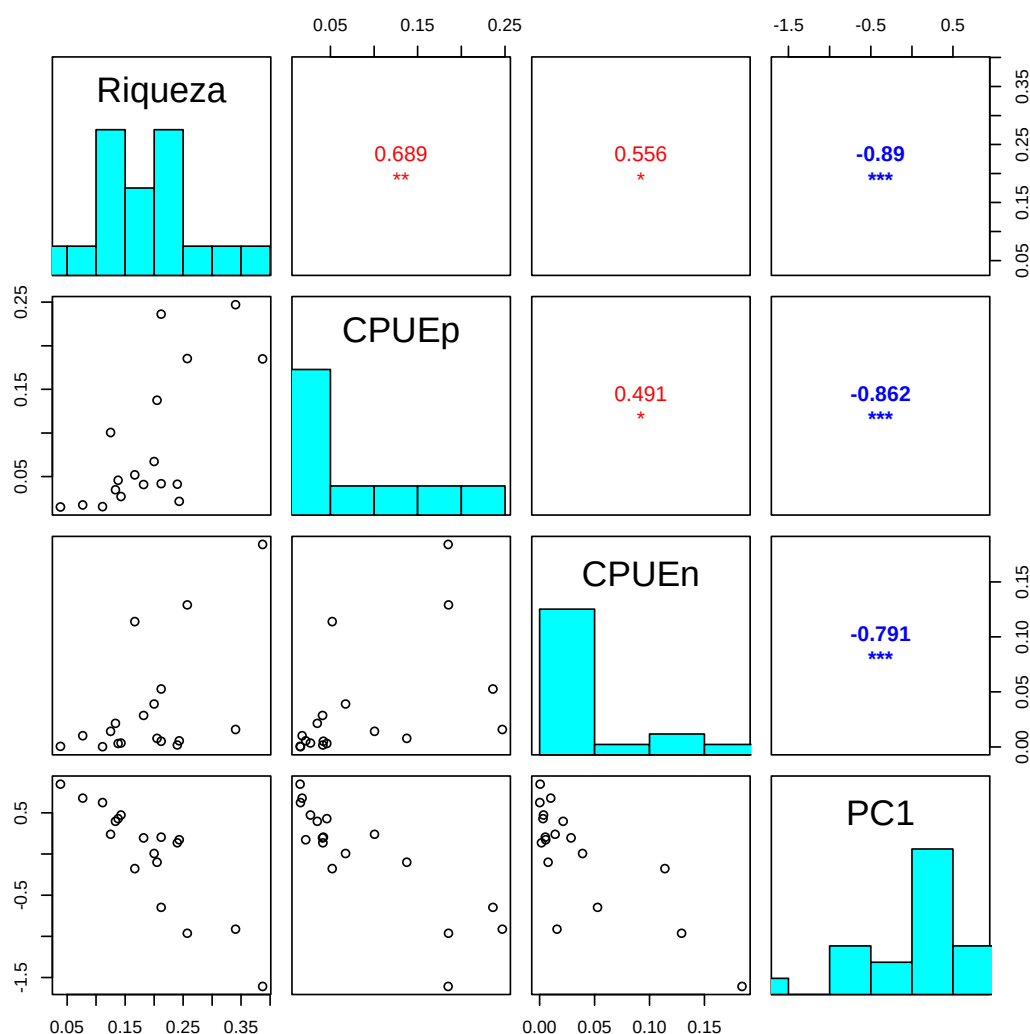


Figura 3 Dispersões bivariadas (matriz triangular inferior), histogramas (diagonal principal) e correlações de Pearson (matriz triangular superior) entre eixo (PC1) gerado na análise de componentes principais com as variáveis associadas às espécies não-nativas: riqueza de espécies, abundância em peso (CPUEp em kg/m² de rede/24h) e abundância em número de indivíduos (CPUEn em indivíduos/m² de rede/24h), (* p < 0,001; ** p < 0,01; *** p < 0,05).

O eixo resultante da PCA realizada para os reservatórios, considerando as espécies não-nativas presentes, que correlacionou as métricas de invasão, mostrou-se significativa e negativamente relacionado com as métricas de estabilidade obtidas do modelo MAR(1), tanto aquelas relacionados à resiliência (Figs 4a-c), quanto àquelas relacionadas com a resistência (Figs 4d-e).

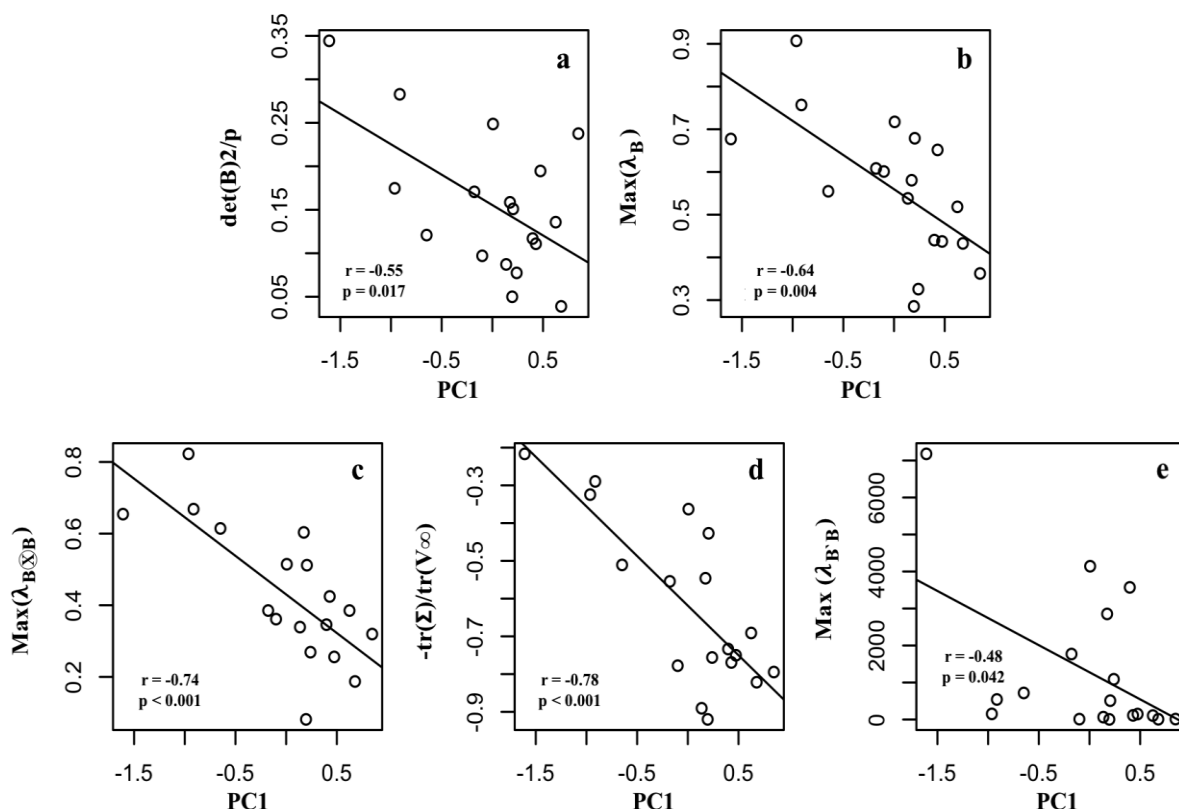


Figura 4 Dispersões das métricas relacionada a resiliência (**a**, **b** e **c**) e resistência (**d** e **e**) obtidas do modelo auto regressivo multivariado de primeira ordem (MAR(1)) em relação ao primeiro eixo da PCA (PC1).

4 Discussão

De acordo com nossos resultados, podemos afirmar que os reservatórios com maiores riquezas e abundâncias de espécies não-nativas apresentaram assembleias menos estáveis, tanto em termos de resiliência como de resistência. A introdução de espécies não-nativas é uma das principais ameaças a biodiversidade (Soulé, 1990; Clavero & García-Berthou, 2005; Simberloff & Rejmánek, 2011). Os impactos negativos causados pelas espécies não-nativas nos ecossistemas aquáticos são resultados de interações ecológicas entre as espécies, tanto diretas (como predação, competição, herbívora e mutualismo), como indiretas, quando essas espécies têm potencial para modificar características físicas e químicas dos habitats (Gallardo et al., 2016).

Um exemplo clássico de interação direta é a predação, que ocorre entre um predador não-nativo e presas nativas. A inexistência de co-evolução entre

estas espécies favorece o predador, pois as presas não tiveram a oportunidade de desenvolver mecanismos defensivos tão eficientes (hipótese da Ingenuidade Ecológica “Naiveté”; Cox & Lima, 2006; Freeman & Byers, 2006), levando a maior predação das espécies nativas e aumento populacional da não-nativa (predadora). A presença do predador provoca ainda a diminuição na atividade e forrageamento das presas (Lima & Dill, 1990; Kovalenko et al., 2010), diminuindo suas aptidões e tamanhos populacionais. Essa diminuição populacional das presas favorece o desenvolvimento de espécies que antes eram predadas pelas presas, ou seja, efeitos em cascata trófica (*top-down*; Paine, 1980). Isso é altamente preocupante em ambientes aquáticos, especialmente em reservatórios, quando a espécie predadora é piscívora ou tem potencial para modificar fisicamente o ambiente (Pelicice & Agostinho, 2009; Ortega et al., 2015; Pereira et al., 2015; Pelicice et al., 2015; Agostinho et al., 2016). As espécies não-nativas também possuem a capacidade de modificar as características físicas e químicas do ambiente, conhecidas como espécies engenheiras (Lockwood, 2007). Como por exemplo, muitas espécies de ciclídeos (e.g. tilápia, *Oreochromis niloticus*), que no período reprodutivo constroem ninhos no substrato, o que promove a disponibilização de nutrientes em grandes quantidades para a coluna da água, aumentando a produtividade e o grau de trofia do sistema (Jones et al., 1994; Moore, 2006).

Ademais, nossos resultados revelam também que os efeitos negativos das espécies não-nativas sobre as assembleias nativas são intensificados com a adição de novas espécies não-nativas, como tem sido observado por outros autores para os mais diferentes táxons (Simberloff & Von Holle, 1999; Ruesink 2005; Ricciardi e Kipp 2008; Ricciardi, 2001; O’Loughlin e Gree, 2017). Em nosso caso, a instabilidade das assembleias aumentou com o aumento da riqueza de espécies não-nativas. Invasões recentes podem alterar o ambiente de tal forma que favoreçam novas invasões ou resultam em aumento ou expansão de uma espécie não-nativa já estabelecida, mas não dominante ou problemática até então (Simberloff, 2009). Em outras palavras, muitas vezes o gatilho para uma invasão biológica pode ser a introdução de outra espécie não-nativa que favorece a sobrevivência e/ou a dispersão de outras espécies não-nativas, processo esse conhecido como fusão invasora (Simberloff e Von Holle, 1999). É importante ressaltar que quanto maior o grau de perturbação de um ecossistema natural,

maior o potencial de dispersão e estabelecimento das espécies não-nativas, especialmente após a redução da diversidade natural pela extinção de espécies ou exploração excessiva. Isso é teoricamente possível porque, a diversidade de espécies pode estar relacionada à resiliência da comunidade e, na medida em que a diversidade aumenta, aumentaria também a capacidade do sistema de absorver mudanças causadas por perturbações e então persistir (Ives & Carpenter, 2007).

Além do exposto acima, cabe ressaltar que comunidades mais diversas estariam menos sujeitas a invasão, por estarem saturadas (Richardson et al., 2005). Em comunidades não saturadas, o sucesso das espécies não-nativas estaria relacionado a atributos funcionais, que lhes permitiriam acessar recursos não utilizados pelas nativas, ou desempenhando papéis ecológicos adicionais na comunidade. Essa é uma forte evidência contra os pressupostos da teoria neutra, de que todas as espécies são equivalentes, e de que a comunidade local é determinada por fatores estocásticos (Lortie et al., 2004). Outra propriedade de comunidades saturadas (ou fechadas) se revela quando novas espécies não conseguem se estabelecer. Isso pode ocorrer devido à exclusão competitiva ou outra interação interespecífica (como competição), ou quando a taxa de imigração é compensada pela taxa de extinção (Stohlgren et al., 2008). Em tais comunidades saturadas, processos que atuam em escala local como interações interespecíficas, que determinam a estrutura da comunidade, a saturação se daria de acordo com as condições ambientais locais, que determinariam o número máximo de espécies que determinada área poderia conter (MacArthur & Wilson, 2016). Em comunidades que se encontram próximas as condições de saturação de espécies, é esperado que as interações intra e inter-específicas sejam mais intensas, uma vez que os nichos disponíveis encontram-se preenchidos. Por outro lado, comunidades pobres em espécies e com maior disponibilidade de nichos tendem a apresentar menores intensidades interativas (Cornel e Lawton, 1992; Irz et al., 2004). Dessa maneira, essas interações entre as espécies são importantes, pois as respostas das espécies individuais para perturbações ambientais sumarizam os efeitos indiretos que ocorrem através de mudanças nas abundâncias de outras espécies nas comunidades (Ives et al., 2003). Sistemas alterados, como reservatórios, revelam claramente os potenciais efeitos que a saturação de espécies de uma comunidade (tanto em número como em papéis

funcionais) tem sobre a introdução e o estabelecimento de espécies não-nativas. O efeito deletério sinérgico da introdução de espécies sobre a estabilidade das comunidades sustenta a discussão de que as estratégias de manejo devem visar a proteção ainda maior de ambientes alterados, uma vez que o estado de conservação tem potencial para piorar de forma consistente.

Em conclusão, nosso estudo apontou que os reservatórios menos estáveis (menos resilientes e mais reativos) foram aqueles com maior riqueza e abundâncias de espécies não-nativas. Isso ocorre possivelmente porque a estrutura das interações entre as espécies nativas é modificada, em algum grau, com a introdução de uma nova espécie. Ainda, observamos que esse efeito desestabilizador se torna sinérgico quando adicionadas mais espécies não-nativas. Diante disso, o manejo e a aplicação de políticas de controle das espécies não-nativas se tornam fundamentais para a integridade, de ambientes naturais e alterados, em um futuro próximo.

Agradecimentos

Gostaria de agradecer a instituição que forneceu os dados para realização do estudo, Companhia Paranaense de Energia (COPEL) e o Grupo de Estudos em Recursos Pesqueiros e Limnologia (GERPEL). Agradeço aos Doutores Pitágoras Augusto Piana e Éder André Gubiani por todo o auxílio e ideias para desenvolvimento do trabalho. A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes), fundação do Ministério da Educação (MEC), pela concessão da Bolsa de Mestrado e ao Programa de Pós-graduação em Conservação e Manejo de Recursos Naturais da Universidade Estadual do Oeste do Paraná (UNIOESTE) – Campus Cascavel.

Referências

- Abell, R., Thieme, M. L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., ... & Stiassny, M. L. (2008). Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience*, 58(5), 403-414.
- Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Santos, N. C. L., Ortega, J. C. G., Pelicice, F. M. (2016). Fish assemblages in Neotropical reservoirs: Colonization patterns, impacts and management. *Fisheries Research*, 173: 26–36.
- Baumgartner, G., Pavanelli, C. S., Baumgartner, D., Bifi, A. G., Debona, T., Frana, V. A. (2012). *Peixes do baixo rio Iguaçu*. Maringá: EDUEM.
- Beisner B. E., Ives A. R., Carpenter S. R. (2003). The effects of an exotic fish invasion on the prey communities of two lakes. *J Anim Ecol* 72:331–342.
- Clavero, M., & García-Berthou, E. (2005). Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in ecology & evolution*, 20(3), 110.
- Cornell, H. V., & Lawton, J. H. (1992). Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, 1-12.
- Cornell, H. V., & Lawton, J. H. (1992). Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of animal ecology*, 1-12.
- Cox, J. G., & Lima, S. L. (2006). Naiveté and an aquatic–terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(12), 674-680.
- Daga, V. S., Skóra, F., Padial, A. A., Abilhoa, V., Gubiani, É. A., & Vitule, J. R. S. (2015). Homogenization dynamics of the fish assemblages in Neotropical

reservoirs: comparing the roles of introduced species and their vectors. *Hydrobiologia*, 746(1), 327-347.

Freeman, A. S., & Byers, J. E. (2006). Divergent induced responses to an invasive predator in marine mussel populations. *Science*, 313(5788), 831-833.

Garavello, J. C., Pavanelli, C. S., Suzuki, H. I. (1997) Caracterização da ictiofauna do rio Iguaçu. In: Reservatório de Segredo: bases ecológicas para o manejo. UEM-Nupélia/COPEL. Maringá: EDUEM, p. 61-84.

Graça, W. J., & Pavanelli, C. S. (2007). Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes.

Gunderson, L. H. (2000). Ecological resilience—in theory and application. *Annual review of ecology and systematics*, 31(1), 425-439.

Hampton, S. E., Holmes, E. E., Scheef, L. P., Scheuerell, M. D., Katz, S. L., Pendleton, D. E., & Ward, E. J. (2013). Quantifying effects of abiotic and biotic drivers on community dynamics with multivariate autoregressive (MAR) models. *Ecology*, 94(12), 2663-2669.

Havel, J. E., Lee, C. E., & Vander Zanden, J. M. (2005). Do reservoirs facilitate invasions into landscapes?. *AIBS Bulletin*, 55(6), 518-525.

Holling, C. S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4:1–23.

Ingenito, L. F. S., Duboc, L. F., 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.

Irz, P., Argillier, C. & Oberdorff, T. (2004). Native and introduced fish species richness in French lakes: local and regional influences. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 335–344.

Ives, A. R., & Carpenter, S. R. (2007). Stability and diversity of ecosystems. *science*, 317(5834), 58-62.

Ives, A., Dennis, B., Cottingham, K., Carpenter, S. (2003). Estimating community stability and ecological interactions from time-series data. *Ecol Monogr* 73:301–330.

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

Jansen, V. A., & Kokkoris, G. D. (2003). Complexity and stability revisited. *Ecology Letters*, 6(6), 498-502.

Johnson, P. T., Olden, J. D., & Vander Zanden, M. J. (2008). Dam invaders: impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(7), 357-363.

Jones, C. G., Lawton, J. H., & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. In *Ecosystem management* (pp. 130-147). Springer, New York, NY.

Jordano, P. (2016). Sampling networks of ecological interactions. *Functional Ecology*, 30(12), 1883-1893.

Kovalenko, K. E., E. D. Dibble, A. A. Agostinho, & F. M. Pelicice, 2010. Recognition of non-native peacock bass, *Cichla kelberi* by native prey: testing the naivete hypothesis. *Biological Invasions* 12: 3071–3080.

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.

Levin, S. A., & Lubchenco, J. (2008). Resilience, robustness, and marine ecosystem-based management. *Bioscience*, 58(1), 27-32.

Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619–640.

Lockwood, J.L.; Hoopes, M.F. & Marchetti, M.P. (2007). *Invasion Ecology*, Blackwell Publishing.

Lortie, C. J., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F. I., & Callaway, R. M. (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107(2), 433-438.

Lundberg, P., Ranta, E., & Kaitala, V. (2000). Species loss leads to community closure. *Ecology Letters*, 3(6), 465-468.

MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (2016). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.

May, R. M. (1973). *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press. Moore, J. W. (2006). Animal ecosystem engineers in streams. *AIBS Bulletin*, 56(3), 237-246.

Mougi, A., & Kondoh, M. (2012). Diversity of interaction types and ecological community stability. *Science*, 337(6092), 349-351.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., ... Wagner, H. (2017). *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-2. (<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>).

O'Loughlin, L. S., & Green, P. T. (2017). The secondary invasion of giant African land snail has little impact on litter or seedling dynamics in rainforest. *Austral Ecology*, 42(7), 819-830.

Ortega, J. C., Júlio, H. F., Gomes, L. C., & Agostinho, A. A. (2015). Fish farming as the main driver of fish introductions in Neotropical reservoirs. *Hydrobiologia*, 746(1), 147-158.

Paine, R. T. (1966). Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 100(910), 65-75.

Paine, R.T. (1980) Food webs: linkage, interaction strength, and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology*, 49, 667–685.

Pellicice, F. M., & Agostinho, A. A. (2009). Fish fauna destruction after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) in a Neotropical reservoir. *Biological Invasions*, 11(8), 1789-1801.

Pellicice, F. M., Latini, J. D., & Agostinho, A. A. (2015). Fish fauna disassembly after the introduction of a voracious predator: main drivers and the role of the invader's demography. *Hydrobiologia*, 746(1), 271-283.

Pereira, L. S., Agostinho, A. A., & Gomes, L. C. (2015). Eating the competitor: a mechanism of invasion. *Hydrobiologia*, 746(1), 223-231.

Pimm, S. L. (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307, 321-326.

R CORE TEAM (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Ricciardi, A. (2001). Facilitative interactions among aquatic invaders: is an "invasional meltdown" occurring in the Great Lakes?. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 58(12), 2513-2525.

Ricciardi, A., & Kipp, R. (2008). Predicting the number of ecologically harmful exotic species in an aquatic system. *Diversity and Distributions*, 14(2), 374-380.

Richardson, D. M., Rouget, M., Ralston, S. J., Cowling, R. M., Van Rensburg, B. J., & Thuiller, W. (2005). Species richness of alien plants in South Africa: environmental correlates and the relationship with indigenous plant species richness. *Ecoscience*, 12(3), 391-402.

Ruaro, R., Mormul, R. P., Gubiani, É. A., Piana, P. A., Cunico, A. M., & da Graça, W. J. (2018) Non-native fish species are related to the loss of ecological integrity in Neotropical streams: a multimetric approach. *Hydrobiologia*, 1-18.

Ruesink, J. L. (2005). Global analysis of factors affecting the outcome of freshwater fish introductions. *Conservation Biology*, 19(6), 1883-1893.

Scheef, L. (2013). MAR1: Multivariate Autoregressive Modeling for Analysis of Community Time-Series Data. R package version 1.0.

Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C., & Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413(6856), 591.

Shibatta, O. A., Orsi, M. L., Bennemann, S. T., & Silva-Souza, A. T. (2002). Diversidade e distribuição de peixes na bacia do rio Tibagi. *A bacia do rio Tibagi*. Londrina: EDUEL, 403-423.

Simberloff, D. (2009). The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 81-102.

Simberloff, D., & Rejmánek, M. (Eds.). (2011). *Encyclopedia of biological invasions* (No. 3). Univ of California Press.

Simberloff, D., & Von Holle, B. (1999). Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown?. *Biological invasions*, 1(1), 21-32.

Soulé, M. E. (1990). The onslaught of alien species, and other challenges in the coming decades. *Conservation biology*, 4(3), 233-240.

Stohlgren, T. J., Barnett, D. T., Jarnevich, C. S., Flather, C., & Kartesz, J. (2008). The myth of plant species saturation. *Ecology letters*, 11(4), 313-322.

Tilman, D., Reich, P.B. & Knops, J.M.H. (2006). Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* (441): 629-632.

Valone, T. J., & Balaban-Feld, J. (2018). Impact of exotic invasion on the temporal stability of natural annual plant communities. *Oikos*, 127(1), 56-62.

Vilà, M., Basnou, C., Pyšek, P., Josefsson, M., Genovesi, P., Gollasch, S., ... & Hulme, P. E. (2010). How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8(3), 135-144.

Material Suplementar

Espécies nativas (N) e não-nativas (E) por reservatório. Apu = Apucarantina, Fig = Figueira, Pit = Pitangui, Sjo = São Jorge, Pat = Rio dos Patos, Mou = Mourão, Mel = Melissa, Vau = Salto do Vau, Foa = Foz do Areia, Jor = Jordão, So = Salto Osório, Ss = Salto Santiago, Cho = Chopin I, Cav = Cavernoso, Gua = Guaricana, Cap = Capivari, Sme = Salto do Meio, Vos = Vossoroca.

Espécies	Alto Paraná							Iguaçu							Sudeste Mata Atlântica			
	Apu	Fig	Pit	Sjo	Pat	Mou	Mel	Vau	Foa	Jor	So	Ss	Cho	Cav	Gua	Cap	Sme	Vos
<i>Ancistrus abilhoai</i>								N	N									
<i>Ancistrus agostinhoi</i>																		
<i>Ancistrus mullerae</i>													N					
<i>Ancistrus</i> sp.					N							N		N				
<i>Apareiodon affinis</i>		N		N														
<i>Apareiodon ibitiensis</i>				N														
<i>Apareiodon piracicabae</i>		N																
<i>Apareiodon vittatus</i>									N	N	N	N	N	N				
<i>Astyanax aff. fasciatus</i>	N	N	N	N	N	N	N											
<i>Astyanax aff. paranae</i>	N	N	N	N	N	N	N											
<i>Astyanax bifasciatus</i>								N	N	N	N	N	N	N				
<i>Astyanax bockmanni</i>	N	N	N	N	N	N	N											
<i>Astyanax dissimilis</i>								N	N	N	N	N	N	N				
<i>Astyanax guaricana</i>															N			
<i>Astyanax gymnodontus</i>								N	N	N	N	N	N	N				
<i>Astyanax lacustris</i>	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N
<i>Astyanax longirhinus</i>									N	N	N	N	N					
<i>Astyanax minor</i>								N	N	N	N	N	N	N				
<i>Astyanax serratus</i>						N		N	N				N					
<i>Astyanax</i> sp.						N	N											
<i>Astyanax</i> sp. 1																N	N	N
<i>Astyanax</i> sp. 2															N	N	N	N

[illegible]

[illegible]

[illegible]

