



DANIEL DE MELO ROSA

**RELAÇÕES TRÓFICAS ENTRE PEIXES E PRESAS
INVASORAS EM RESERVATÓRIOS DO RIO GRANDE,
BACIA DO ALTO RIO PARANÁ**

**LAVRAS-MG
2018**

DANIEL DE MELO ROSA

**RELAÇÕES TRÓFICAS ENTRE PEIXES E PRESAS INVASORAS EM
RESERVATÓRIOS DO RIO GRANDE, BACIA DO ALTO RIO PARANÁ**

Tese de doutorado apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais em Ecossistemas Fragmentados e Agrossistemas, para obtenção do título de Doutor.

Prof. Dr. Paulo dos Santos Pompeu

Orientador

**LAVRAS – MG
2018**

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Rosa, Daniel de Melo.

Relações tróficas entre peixes e presas invasoras em
reservatórios do rio Grande, bacia do alto rio Paraná / Daniel de
Melo Rosa. - 2018.

95 p. : il.

Orientador(a): Paulo dos Santos Pompeu.

.
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2018.

Bibliografia.

1. Ecologia trófica. 2. Invasões biológicas. 3. Isótopos estáveis.
I. Pompeu, Paulo dos Santos. . II. Título.

DANIEL DE MELO ROSA

**RELAÇÕES TRÓFICAS ENTRE PEIXES E PRESAS INVASORAS EM
RESERVATÓRIOS DO RIO GRANDE, BACIA DO ALTO RIO PARANÁ
TROPIC RELATIONSHIPS BETWEEN FISH AND INVASIVE PREYS IN RIO
GRANDE'S RESERVOIR, UPPER PARANÁ RIVER BASIN**

Tese de doutorado apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais em Ecossistemas Fragmentados e Agrossistemas, para obtenção do título de Doutor.

APROVADA em 23 de março de 2018.

Dr. Lucas Del Blanco Faria UFLA

Dr. Rafael Dudeque Zenni UFLA

Dr. André Lincoln Barroso de Magalhães UFSJ

Dr. Gilmar Bastos Santos PUCMinas

Prof. Dr. Paulo dos Santos Pompeu

Orientador

**LAVRAS – MG
2018**

*À minha esposa, Helena,
Minha mãe, Marília,
Meu sogro Sebastião e minha sogra Yvone
Dedico*

AGRADECIMENTOS

Agradeço em primeiro lugar minha família, em especial a minha esposa Helena e minha mãe Marília, pela total confiança, amor e presença;

Ao meu orientador Paulo Pompeu por toda a motivação, confiança, amizade e conhecimentos transmitidos;

A toda a equipe do Laboratório de Ecologia de Peixes (UFLA), em especial à Andressa, Fernanda, Marina Rufino, Marcos, Pedro, Yuri e Antônio que colaboraram com as coletas em campo, assim como no processamento e triagem do material em laboratório;

Ao casal de amigos Márcia e Paulo que acolheu como família a nossa equipe de coletas em Miguelópolis/SP durante todas as campanhas realizadas no reservatório de Volta Grande;

Aos colegas do Centro tecnológico de Minas Gerais – CETEC, em especial ao Fabiano pelos auxílios com as análises das formas larvais do mexilhão dourado (*Limnoperna fortunei*);

Aos colegas e professores do Programa de Pós graduação em Ecologia Aplicada (UFLA), pela ótima recepção e ensinamentos;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos concedida;

À Fundação de Desenvolvimento Científico e Cultural (FUNDECC) e a Companhia Energética de Minas Gerais (CEMIG) pelo apoio financeiro concedido por meio do edital FUNDECC/CEMIG EAVG 1/2015;

Aos colegas da Estação Ambiental de Volta Grande, em especial à Alessandra e toda equipe da Estação de Piscicultura pelo suporte físico e material durante os estudos experimentais.

RESUMO

Entre os diversos impactos causados por invertebrados aquáticos invasores, as interações com espécies nativas e as mudanças na cadeia trófica parecem ser de particular importância, uma vez que estes aspectos podem revelar a presença de inimigos naturais como predadores, bem como mudanças na dinâmica energética do ecossistema. Os objetivos principais da presente tese foram: (i) avaliar experimentalmente o potencial de uma espécie de peixe nativa como agente controlador de *Limnoperna fortunei* em ambiente artificial confinado, (ii) quantificar a importância de presas não nativas, em termos de consumo e contribuição isotópica, para a ictiofauna do reservatório de Volta Grande, bacia do alto rio Paraná e (iii) comparar a composição de macroinvertebrados bentônicos, a estrutura trófica da ictiofauna e assinatura isotópica de peixes comuns entre dois reservatórios, na presença e ausência de espécies de presas não nativas. Para os tais, um experimento de predação de curta duração foi conduzido em uma estação de piscicultura e coletas de peixes e macroinvertebrados bentônicos foram realizadas em dois reservatórios localizados no rio Grande. Para obtenção de dados sobre o consumo e assimilação de presas não nativas por peixes em Volta Grande, foram utilizados métodos convencionais de dieta e análises isotópicas do tecido muscular dos peixes e de suas presas. A fim de comparar estes resultados com aqueles obtidos em um reservatório onde algumas presas não nativas são ausentes, coletas de peixes e macroinvertebrados foram realizadas no reservatório de Funil, sendo os peixes submetidos aos mesmos processos de análise descritos em Volta Grande. A exposição à predação por adultos de *Leporinus elongatus* reduziu consistentemente a biomassa de *L. fortunei* e o nível de impacto sobre esta aumentou significativamente com o aumento das densidades de predadores e períodos de exposição. Os resultados obtidos em Volta Grande revelaram uma estruturação trófica fortemente composta por espécies não nativas e as análises isotópicas indicaram que pelo menos metade do carbono utilizado pela maioria dos peixes derivou de presas não nativas. Com os dados obtidos em dois reservatórios similares foi possível detectar que em Volta Grande a maior parte do fluxo de energia entre os organismos bentônicos e a comunidade de peixes se deu através de espécies não nativas, em especial de *L. fortunei* e *M. amazonicum*, ao passo que em Funil esteve compartilhada entre invasores e nativos. A partir dos resultados expostos acima foi possível validar o importante papel da predação como subsídio para o controle biológico em área confinada e o uso potencial de predadores nativos para esta atividade. Além disso, permitiu demonstrar fortes evidências do papel desempenhado por presas não nativas no ambiente natural, como parte importante da dieta e fornecimento de carbono para biomassa de peixes. Finalmente, o estudo comparativo entre sistemas invadidos e não invadidos, mas com comunidades de peixes semelhantes, possibilitou condições de referência para a avaliação dos efeitos mostrando ser uma estratégia eficaz.

Palavras chave: Controle biológico. Espécies não nativas. Interações tróficas. Isótopos estáveis.

ABSTRACT

Among the various impacts caused by non-native aquatic invertebrates, interactions with native species and changes in the food web seem to be of particular importance, since these aspects may reveal the presence of natural enemies as predators, as well as changes in the energy dynamics of the ecosystem. The main objectives of this thesis were: (i) to evaluate experimentally the potential of a native fish species as a controlling agent of *Limnoperna fortunei* in a confined artificial environment, (ii) to quantify the importance of non-native prey in terms of consumption and isotopic contribution, for the ichthyofauna of the Volta Grande reservoir, upper Paraná river basin and (iii) to compare the composition of benthic macroinvertebrates, the trophic structure of the ichthyofauna and isotopic signature of common fish between two reservoirs, in the presence and absence of non-native prey species. For these, a short-time predation experiment was carried out at a fish farm and fish and benthic macroinvertebrates were collected in two reservoirs located on the Grande River. To obtain data on the consumption and assimilation of non-native prey by fish in Volta Grande, conventional dietary methods and isotopic analyzes of the muscle tissue of fish and their prey were performed. In order to compare these results with those obtained in a reservoir where some non-native prey are absent, fish and macroinvertebrates samples were carried out in Funil reservoir, with the fish being submitted to the same analysis procedures described to Volta Grande. Exposure to predation by adults of *Leporinus elongatus* consistently reduced *L. fortunei* biomass and the level of impact on this increased significantly with increasing predator densities and periods of exposure. The results obtained in Volta Grande revealed a trophic structuring strongly composed of non-native species and the isotopic analyzes indicated that at least half of the carbon used by most fish was derived from non-native prey. With the data obtained in two similar reservoirs it was possible to detect that in Volta Grande most of the energy flow between benthic organisms and the fish community occurred through invasive species, especially *L. fortunei* and *M. amazonicum*, step that in Funil was shared between invaders and natives. From the above results it was possible to validate the important role of predation as a subsidy for the biological control in confined area and the potential use of native predators for this activity. In addition, it demonstrated strong evidence of the role played by non-native prey in the natural environment as an important part of the diet and supply of carbon to fish biomass. Finally, the comparative study between invaded and non-invaded systems with similar fish communities, provided conditions of reference to evaluation of the effects showing to be an effective strategy.

Keywords: Biological control. Non-native species. Trophic interaction. Stable isotopes.

LISTA DE FIGURAS

ARTIGO 1

Figura 1 - Biomassa de *L. fortunei* removida por *L. elongatus* para cada substrato, nos tratamentos com dois, quatro e oito peixes, em intervalos de 24 e 48 horas de exposição. O tratamento zero representa o controle negativo do experimento.

Figura 2 - Número médio de indivíduos de *L. fortunei*, por classe de tamanho (mm), registrados para o controle (círculo escuro), tratamento com dois (círculo claro), quatro (triângulo claro) e oito (triângulo escuro) peixes. O histograma superior representa os valores após o período de 24 horas e o inferior faz referência ao período de 48 horas de exposição.

Figura 3 - Valores médios (traço horizontal), desvio (caixa) erro padrão (traço vertical) do número de larvas de *L. fortunei* na ausência (Sem LF) e nos intervalos de 24 e 48 horas com a presença de adultos de *L. fortunei* (LF 24h e LF 48h, respectivamente). Números na parte superior da figura representam o controle, tratamento com dois, quatro e oito predadores, respectivamente.

ARTIGO 2

Figura 1 - Mapa do reservatório da UHE Volta Grande, bacia do alto rio Paraná, evidenciando os três pontos de coleta (P1; P2; P3) de peixes e presas não nativas e nativas potenciais.

Figura 2 - Porcentagem de Captura por Unidade de Esforço (CPUE) em número de indivíduos (esquerda) e biomassa (direita) de 21 espécies de peixes, coletadas trimestralmente entre Outubro/2015 e Julho/2016, no reservatório de Volta Grande.

Figura 3 - Índice de Importância Alimentar (IAi) dos itens mais representativos em 248 estômagos de 16 espécies de peixes capturadas trimestralmente entre Outubro/2015 e Julho/2016, no reservatório de Volta Grande. * Espécies não nativas.

Figura 4 - Estimativa da contribuição dos itens alimentares para a biomassa de 16 espécies de peixes (baseada na CPUE e IAi) capturadas trimestralmente entre Outubro/2015 e Julho/2016, no reservatório de Volta Grande.

Figura 5 - Valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ de 19 espécies de peixes e seis presas potenciais do reservatório de Volta Grande. 1 - *A. crassipinnis**; 2 - *A. altiparanae*; 3 - *A. fasciatus*; 4 - *A. fascetus*; 5 - *C. challoichthys**; 6 - *C. kelberi*; 7 - *C. piquiti*; 8 - *C. britskii*; 9 - *E. virescens**; 10 - *G. carapo**; 11 - *H. intermedius*; 12 - *L. friderici*; 13 - *M. maculatus*; 14 - *P. squamosissimus*; 15 - *P. lineatus**; 16 - *S. pappaterra*; 17 - *S. nasutus*; 18 - *S. maculatus*; 19 - *S. marginatus**; Lf - *L. fortunei*; Cf - *C. fluminea*; Ma - *M. amazonicum*; Po - *P. canaliculata*; At - *A. tenuilabris*; Mt - *M. tuberculata*. * Resultado referente à amostra de um único indivíduo.

Figura 6 - Resultados das análises de isótopos estáveis realizadas no R (SIAR). Média da proporção das quatro presas não nativas utilizadas por 13 espécies de peixes capturadas no reservatório de Volta Grande.

ARTIGO 3

Figura 1 - Abundância numérica dos táxons de macroinvertebrados encontrados nas amostras de sedimento dos reservatórios de Funil (esquerda) e Volta Grande (direita), localizados no rio Grande, bacia do alto rio Paraná.

Figura 2 - Organograma baseado nas capturas de peixes e macroinvertebrados bentônicos, bem como nas análises de dieta dos peixes selecionados, mostrando suas principais interações tróficas nos dois reservatórios analisados. Reservatório de Volta Grande (A): *P. squamosissimus* (.i), *S. maculatus* (.ii), *C. kelberi* (.iii), *C. piquiti* (.iv), *H. intermedius* (.v), *M. amazonicum* (.vi), *A. altiparanae* (.vii), *A. fasciatus* (.viii), *L. friderici* (.ix), *S. nasutus* (.x), *C. britskii* (.xi), *A. fascetus* (.xii), *A. crassipinnis* (.xiii), *S. pappaterra* (.xiv), Escamas, nadadeiras e musculatura de peixes (.xv), insetos adultos (.xvi), larva de Chironomidae (.xvii), *Aylacostoma tenuilabris* (.xviii), *M. tuberculata* (.xix), *C. fluminea* (.xx), *Physa* sp. (.xxi), *L. fortunei* (.xxii), Cladocera, Ostracoda e Copepoda (.xxiii), *Egeria* sp. (.xxiv) e vegetais (.xxv). Reservatório de Funil (B): *C. piquiti* (.i), *H. intermedius* (.ii), *H. malabaricus* (.iii), *G. knerii* (.iv), *O. pintoii* (.v), *A. lacustris* (.vi), *M. amazonicum* (.vii), *A. altiparanae* (.viii), *A. fasciatus* (.ix), *G. brasiliensis* (.x), *L. friderici* (.xi), *S. nasutus* (.xii), *P. maculatus* (.xiii), *S. insculpta* (.xiv), insetos terrestres (.xv), Corixidae (.xvi), Pupa (.xvii), Chironomidae (.xviii), Chaoboridae (.xix), Trichoptera (.xx), *C. fluminea* (.xxi), Cladocera, Ostracoda e Copepoda (.xxii), Alga filamentosa (.xxiii), Perifiton (.xxiv) e Folhas, frutos e sementes (.xxv). As espécies de peixes comuns aos dois reservatórios estão representadas pela cor cinza, e as espécies não nativas indicadas com um asterisco.

Figura 3 - Biplot dos isótopos estáveis de carbono e nitrogênio do tecido muscular de 51 exemplares pertencentes às seis espécies de peixes que foram capturadas entre Outubro/15 e Agosto/16 em ambos os reservatórios de Volta Grande (preto) e Funil (cinza).

Figura 4 - Plots mostrando os valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ (superior) e $\delta^{15}\text{N}$ (inferior) das seis espécies de peixes comuns entre os reservatórios de Volta Grande (VG) e Funil (FU). * Indica variação significativa.

LISTA DE TABELAS

ARTIGO 1

Tabela 1 - Valores médios (média) e desvio padrão (DP) do comprimento total (CT, cm), comprimento padrão (CP, cm) e biomassa (g) dos espécimes de *Megaleporinus obtusidens* utilizados no presente estudo.

Tabela 2 - Parâmetros físico-químicos da água dos mesocosmos utilizados ao longo dos três dias de experimento na EAVG. Valores médios (\pm desvio padrão) de Temperatura ($^{\circ}$ C), potencial hidrogênio-iônico (pH) e oxigênio dissolvido (OD%).

ARTIGO 2

Tabela 1 - Frequência de ocorrência (F), porcentagem de peso (%P) e índice de importância alimentar (IAi) dos itens mais representativos em 248 estômagos de 16 espécies de peixes capturadas trimestralmente entre Outubro/2015 e Julho/2016, no reservatório de Volta Grande.

ARTIGO 3

Tabela 1 - Frequência de ocorrência (F), porcentagem de peso (%P) e índice de importância alimentar (IAi) dos itens mais representativos em 239 estômagos de 13 espécies de peixes capturadas trimestralmente entre Outubro/2015 e Julho/2016, no reservatório de Volta Grande.

Tabela 2 - Frequência de ocorrência (F), porcentagem de peso (%P) e índice de importância alimentar (IAi) dos itens mais representativos em 216 estômagos de 12 espécies de peixes capturadas trimestralmente entre Outubro/2015 e Julho/2016, no reservatório de Funil, rio Grande, bacia do alto rio Paraná.

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE	- 13 -
1 INTRODUÇÃO GERAL	- 14 -
REFERÊNCIAS	- 17 -
SEGUNDA PARTE - ARTIGOS	- 20 -
ARTIGO 1	- 21 -
O POTENCIAL DA PIAPARA <i>MEGALEPORINUS OBTUSIDENS</i> (VALENCIENNES, 1837) COMO UM AGENTE DE CONTROLE BIOLÓGICO CONTRA INVASOR MEXILHÃO DOURADO <i>LIMNOPERNA FORTUNEI</i> (DUNKER, 1857)	- 21 -
1 INTRODUÇÃO	- 24 -
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	- 26 -
2.1 Área de estudo	- 26 -
2.2 Coletas de <i>Limnoperna fortunei</i>	- 26 -
2.3 Coleta de peixes e manutenção para o experimento	- 27 -
2.4 Impactos da predação sobre <i>Limnoperna fortunei</i>	- 29 -
2.5 Predação seletiva por tamanho de concha	- 30 -
2.6 Efeitos da interação trófica sobre as larvas de <i>Limnoperna fortunei</i>	- 30 -
2.7 Análises estatísticas.....	- 30 -
3 RESULTADOS	- 31 -
4 DISCUSSÃO	- 34 -
5 CONCLUSÃO	- 38 -
REFERÊNCIAS	- 39 -
ARTIGO 2	- 44 -
PRESAS NÃO NATIVAS: ENTRADA OU PRATO PRINCIPAL PARA PEIXES DE ÁGUA DOCE NEOTROPICAIS?	- 44 -
1 INTRODUÇÃO	- 47 -
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	- 49 -
2.1 Área de estudo	- 49 -
2.2 Amostragem em campo e processamento das amostras.....	- 50 -
2.3 Análises de isótopos estáveis.....	- 50 -
2.4 Análise dos dados.....	- 51 -
4 DISCUSSÃO	- 57 -

5 CONCLUSÃO	- 62 -
REFERÊNCIAS	- 64 -
ARTIGO 3	- 71 -
RELAÇÕES TRÓFICAS ENTRE PEIXES E MACROINVERTEBRADOS BENTÔNICOS EM RESERVATÓRIOS NA PRESENÇA E NA AUSÊNCIA DE PRESAS INTRODUZIDAS	- 71 -
1 INTRODUÇÃO	- 74 -
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	- 75 -
2.1 Área de estudo	- 75 -
2.2 Coleta de peixes e análise de conteúdo estomacal.....	- 76 -
2.3 Amostragem de sedimento	- 76 -
2.4 Análises de isótopos estáveis.....	- 77 -
2.5 Tratamento dos dados.....	- 77 -
3 RESULTADOS	- 78 -
4 DISCUSSÃO	- 84 -
5 CONCLUSÃO	- 88 -
REFERÊNCIAS	- 89 -
CONSIDERAÇÕES FINAIS	- 94 -

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO GERAL

Uma espécie que é identificada fora da sua área de distribuição original por motivos antrópicos, acidental ou deliberadamente, é comumente classificada como espécie introduzida ou não nativa. A introdução de espécies pelo homem não é uma atividade contemporânea, pois registros datam a existência desta prática à aproximadamente 10 mil anos (PERRY; VANDERKLEIN, 1996). Contudo, a globalização e o crescimento do livre comércio internacional aumentaram drasticamente as taxas de introdução de espécies que, em alguns casos, têm causado alterações ecológicas nos ambientes recipientes, principalmente devido a processos de invasão biológica e homogeneização biótica (VITOUSEK et al., 1997; SIMBERLOFF; VON HOLLE, 1999; VITULE; FREIRE; SIMBERLOFF, 2009; BEZERRA et al., 2017).

Nas últimas duas décadas houve um crescimento substancial no número de especialistas e pesquisas sobre invasões biológicas e, por esta razão, teorias ecológicas acompanhadas de diversas terminologias têm surgido para explicar diversos conceitos ecológicos (RICHARDSON et al., 2000; SIMBERLOFF, 2006; BLACKBURN et al., 2011;; VITULE; SKÓRA; ABILHOA, 2012; MAYER et al., 2014). Terminologias como espécies “introduzidas”, exóticas, não nativas, alóctones, bem como estabelecidas, naturalizadas e invasoras, podem ser sinônimos dependendo do conceito em que se baseia ou da forma de interpretação, gerando discordâncias que podem dificultar o entendimento (BLACKBURN et al., 2011). Como a invasão biológica é um processo e não um evento totalmente discreto (VITULE; PRODOCIMO, 2012), com o intuito de padronizar a nomenclatura, Blackburn et al. (2011) propuseram um modelo conceitual para explicar o processo de invasão. De maneira geral, este modelo sugere que uma espécie deve ser considerada invasora se ela, obrigatoriamente, passar por quatro barreiras essenciais: transporte, introdução, estabelecimento, dispersão e/ou expansão populacional. A fim de estabelecer uma nomenclatura padrão e de facilitar o entendimento do conteúdo da presente tese, optou-se por adotar os termos “espécie não nativa” para aqueles organismos encontrados fora de sua distribuição original e “espécie invasora” para aquelas que comprovadamente se enquadram no modelo conceitual proposto por Blackburn et al. (2011)

A introdução de espécies tem sido considerada a segunda maior ameaça para a biodiversidade, possuindo uma vasta literatura sobre efeitos danosos que esta prática pode causar em termos ambientais e sócio-econômicos (e.g. VITOUSEK et al., 1997; PIMENTEL;

ZUNIGA; MORRISON, 2005; SIMBERLOFF, 2011; RICCIARDI et al., 2013), bem como sobre tentativas falhas de controle e erradicação de populações de invasores (SIMBERLOFF, 2009). Por outro lado, estudos recentes têm demonstrado que, em alguns casos, espécies não nativas podem trazer benefícios aos ecossistemas que perderam suas funções originais devido à degradação ambiental (CAVA; STEWART; ROSENFELD, 2012; CARROLL; PETERSON, 2013; PINTOR; BYERS, 2015; TWARDCHLEB; OLDEN, 2016). Embora exista alguma porcentagem de impactos positivos relacionados à introdução de espécies não nativas, é importante destacar que a maioria das alterações causadas por estes organismos é negativa em termos de custo-benefício, portanto, o princípio da precaução é recomendado (LÖVEI et al., 2012; VITULE; PRODOCIMO, 2012).

Recentemente, um debate sobre o papel das espécies não nativas em ecossistemas contemporâneos tem emergido em direções polares, isto é, por um lado estas espécies são negativas, consideradas uma ameaça a estes sistemas e que seus efeitos podem ser potencializados por distúrbios (DIDHAM et al., 2007). Por exemplo, em ambientes semi-naturais de pradarias, na Califórnia (EUA), o anelídeo nativo *Agrilophilus marmoratus* superou competitivamente o anelídeo não nativo *Aporrectodea trapezoides* devido a sua maior capacidade de aquisição de recursos em condições de baixa produtividade. No entanto, o oposto foi observado em habitats perturbados devido às taxas de crescimento relativo de *A. trapezoides* não nativo ser superior em condições de alta produtividade (WINSOME et al., 2006). Além disso, em particular nos ambientes aquáticos, efeitos negativos da introdução de espécies tem sido detectados pela indústria dependente de água. Espécies invasoras de bivalves, tais como o mexilhão zebra *Dreissena polymorpha* e o mexilhão dourado *Limnoperna fortunei* são responsáveis por causar danos operacionais em estruturas hidráulicas de usinas hidrelétricas devido à bioincrustação, trazendo grandes prejuízos (KARATAYEV et al., 2007).

Por outro lado, espécies não nativas podem ser positivas, fornecendo alimento, habitat, ou processos de engenharia para reconstrução de ecossistemas que perderam suas funções originais devido à degradação ambiental (CARROLL; PETERSON, 2013). Por exemplo, espécies não nativas de macrófitas beneficiaram peixes promovendo um aumento na produção de presas em áreas litorâneas onde o habitat natural foi destruído (MARTIN; VALENTINE, 2011). O gastrópode não nativo *Bellamya chinensis* atuou como presa substituta para peixes como *Lepomis gibbosus*, dentre outros em lagos urbanizados, nos quais gastrópodes nativos foram suprimidos e sua influencia sobre este ambiente se estende até os níveis tróficos

superiores (TWARDOCHLEB; OLDEN, 2016). Adicionalmente, o consumo de espécies não nativas por predadores nativos pode influenciar as densidades populacionais da primeira minimizando seus efeitos sobre o sistema (PINTOR; BYERS, 2015), podendo ainda fornecer subsídios para elaboração de métodos de controle biológico natural contra possíveis efeitos negativos (PEREIRA et al., 2016).

Neste contexto, a presente tese teve como objetivo principal avaliar as interações tróficas entre peixes nativos da bacia do alto rio Paraná e invertebrados não nativos em condições experimentais e naturais. Para tal, em um primeiro momento (Artigo 1), foi avaliado experimentalmente o potencial de uma espécie de peixe nativa do alto rio Paraná (*Megaleporinus obtusidens*) como agente de controle contra os efeitos negativos causados pelo crescimento excessivo do invasor mexilhão dourado (*Limnoperna fortunei*) em estruturas industriais dependentes de água. Em segundo (Artigo 2), com base em métodos convencionais de estudos de dieta, auxiliados por análises de isótopos estáveis, foi quantificada a importância de invertebrados presas não nativos em nível de consumo e assimilação de carbono por peixes consumidores em um reservatório localizado no rio Grande. E por último (Artigo 3), novamente com base em um estudo de dieta auxiliado por análises de isótopos estáveis, uma investigação comparativa entre duas estruturas tróficas de peixes, sendo uma referente a um reservatório onde a comunidade de presas é predominantemente composta por espécies não ativas e a outra pertenceu a um reservatório onde estas espécies aparentemente não são abundantes ou ainda não ocorrem.

REFERÊNCIAS

BEZERRA, L.A.V.; ANGELINI, R.; VITULE, J.R.S.; COLL, M.; SÁNCHEZ-BOTERO, J.I. Food web changes associated with drought and invasive species in a tropical semiarid reservoir. **Hydrobiologia**. v. 817, n. 1, p. 475-489, 2018.

BLACKBURN, T. M.; PYSEK, P.; BACHER, S.; CARLTON, J. T.; DUNCAN, R. P.; JAROSÍK, V.; WILSON, J. R. U.; RICHARDSON, D. M. A proposed unified framework for biological invasions. **Trends in Ecology & Evolution**. v. 26, n. 7, p. 333-339, 2011.

CARROLL, J. M.; PETERSON, B. J. Comparisons in demographic rates of bay scallops in eelgrass and the introduced alga, *Codium fragile*, in New York. **Marine Biology**. v. 160, p. 1451-1463, 2013.

CAVA, J. A.; STEWART, A. C.; ROSENFELD, R. N. Introduced species dominate the diet of breeding urban Cooper's Hawks in British Columbia. **Wilson Journal of Ornithology**. v. 124, p. 773-780, 2012.

DIDHAM R. K.; TYLIANAKIS, J. M.; GEMMELL, N. J.; RAND, T. A.; EWERS, R. M. Interactive effects of habitat modification and species invasion on native Hfl species decline. **Trends in Ecology & Evolution**. v. 22, p. 489-96, 2007.

KARATAYEV, A.Y.; BOLTOVSKOY, D.; PADILLA, D.K.; BURLAKOVA, L. The invasive bivalves *Dreissena polymorpha* and *Limnoperna fortunei*: parallels, contrasts, potential spread and invasion impacts. **Journal of Shellfish Research**. v. 26, p. 205-213, 2007.

LÖVEI, G. L.; LEWINSOHN, T. M.; DIRZO, R.; ELHASSAN, E. F. M.; EZCURRA, E.; FREIRE, C. A.; GUI, F.; HALLEY, J. M.; TIBAZARWA, F. I.; JIANG, M.; KATEBAKA, R.; KINYAMARIO, J.; KYMANYWA, S.; LIU, F.; LIU, W.; LIU, Y.; LU, B.; MINOT, E. O.; QIANG, S.; QIU, B.; SHEN, H.; SOBERON, J.; SUJII, E. R.; TANG, J.; ULUDAG, A.; VITULE, J. R. S.; WAN, F.; WANG, Y.; YANG, G.; ZHANG, Y.; YOU, M. Megadiverse developing countries face huge risks from invasives. **Trends in Ecology & Evolution**. v. 27, p. 2-3, 2012.

MARTIN, C. W.; VALENTINE, J. F. Impacts of a habitat-forming exotic species on estuarine structure and function: an experimental assessment of Eurasian milfoil. **Estuaries and Coasts**. v. 34, p. 364-372, 2011.

MAYER C.M.; BURLAKOVA, L.E.; EKLÖV, P.; FITZGERALD, D.; KARATAYEV, A.Y.; LUDSIN, S.A.; MILLARD, S.; MILLS, E.L.; OSTAPENYA, A.P.; RUDSTAM, L.G.; ZHU, B.; ZHUKOVA, T.V. The benthification of freshwater lakes: exotic mussels turning ecosystems upside down. In: T.F. NALEPA; D.W. SCHLOESSER (Eds.). **Quagga and zebra mussels: biology, impacts, and control** (2nd edn.), CRC Press, Boca Raton, FL, USA, p. 575-585, 2014.

PEREIRA, J.L.; PINHO, S.; RÉ, A.; COSTA, P.A.; GONÇALVES, S.; CASTRO, B.B. Biological control of the invasive Asian clam, *Corbicula fluminea*: can predators tame the beast? **Hydrobiologia**. v. 779, n. 1, p. 209-226, 2016.

PERRY, J.; VANDERKLEIN, E. **Water quality: Management of a natural resource**. John Lemons, Biddeford, 639 p. 1996.

PIMENTEL, D.; ZUNIGA, R.; MORRISON, D. Update on the environment and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. **Ecological Economics**. v. 52, n. 3, p. 273-288, 2005.

PINTOR, L. M.; BYERS, J. E. Individual variation in predator behavior and demographics affects consumption of non-native prey. **Behavioral Ecology**. v. 26, p. 797-804, 2015.

PIMENTEL, D.; ZUNIGA, R.; MORRISON, D. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. **Ecological Economics**. v. 52, p. 273-288, 2005.

RICHARDSON, D. M.; PYSEK, P.; REJMÁNEK, M.; BARBOUR, M. G.; PANETTA, F. D.; WEST, C. J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. **Diversity and Distributions**. v. 6, p. 93-107, 2000.

RICCIARDI, A.; HOOPES, M. F.; MARCHETTI, M. P.; LOCKWOOD, J. L. Progress toward understanding the ecological impacts of nonnative species. **Ecological Monographs**. v. 83, p. 263-282, 2013.

SIMBERLOFF, D. How common are invasion induced ecosystem impacts? **Biological Invasions**. v. 13, p. 1255-1268, 2011.

SIMBERLOFF, D. The role of propagule pressure in biological invasions. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**. v. 40, p. 81-102, 2009.

SIMBERLOFF, D. Invasional meltdown 6 years later: Important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? **Ecology Letters**. v. 9, n. 8, p. 912-991, 2006.

SIMBERLOFF, D.; VON HOLLE, B. Positive interactions of nonindigenous species: Invasional meltdown? **Biological Invasions**. v. 1, p. 21-32, 1999.

TWARDCHLEB, L. A.; OLDEN, J. D. Non-native Chinese mystery snail (*Bellamya chinensis*) supports consumers in urban lake food webs. **Ecosphere**. v. 7, n. 5, p. e01293, 2016.

WINSOME, T.; EPSTEIN, L.; HENDRIX, P. F.; HORWATH, W. R. Competitive interactions between native and exotic earthworm species as influenced by habitat quality in a California grassland. **Applied Soil Ecology**. v. 32, p. 38-53, 2006.

VITOUSEK, P. M.; MOONEY, H. A.; LUBCHENCO, J.; MELILLO, J. M. Human domination of Earth's ecosystems. **Science**. v. 277, n. 5325, p. 494-499, 1997.

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.; PRODOCIMO, V. Introdução de espécies não nativas e invasões biológicas. **Estudos de Biologia**. v. 34, p. 225-237, 2012.

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.

SEGUNDA PARTE - ARTIGOS

ARTIGO 1

O POTENCIAL DA PIAPARA *MEGALEPORINUS OBTUSIDENS* (VALENCIENNES, 1837) COMO UM AGENTE DE CONTROLE BIOLÓGICO CONTRA INVASOR MEXILHÃO DOURADO *LIMNOPERNA FORTUNEI* (DUNKER, 1857)

Artigo redigido sob as normas do MANUAL DE NORMALIZAÇÃO E ESTRUTURA DE TRABALHOS ACADÊMICOS: TCCS, MONOGRAFIAS, DISSERTAÇÕES E TESES - 2a edição revista, atualizada e ampliada seguindo a norma para publicação periódica científica NBR 6022 (ABNT, 2003a).

RESUMO

Auxiliado por atividades antrópicas, *Limnoperna fortunei* tem se dispersado rapidamente ao longo do continente sul americano, invadindo ecossistemas aquáticos e causando impactos ecológicos e econômicos substanciais. O método de controle biológico de espécies invasoras, ao contrário dos demais, é conhecido por causar distúrbios mínimos ao ambiente e ser financeiramente menos custoso. Com intuito de subsidiar futuras estratégias de controle de invasores, a presente investigação objetivou avaliar o potencial de uma espécie de peixe nativa como agente controlador de *L. fortunei* em ambiente artificial confinado. Para tal, um experimento de predação de curta duração em estação de piscicultura foi conduzido na bacia do alto rio Paraná, Brasil. A exposição à predação por adultos de *Megaleporinus obtusidens* reduziu consistentemente a biomassa de *L. fortunei* e o nível de impacto sobre esta aumentou significativamente com o aumento das densidades de predadores e períodos de exposição. Após a observação de vários substratos com remoção total de mexilhões, foi possível inferir que houve predação sobre todas as classes de tamanho das conchas. A densidade de larvas de *L. fortunei* sofreu fortes reduções após o primeiro período experimental, tanto no controle quanto nos tratamentos, indicando que a interação trófica não foi o fator direcionador deste resultado. *Megaleporinus obtusidens* apresenta características determinantes para o sucesso da predação sobre *L. fortunei* em área confinada, tais como resistência a condições não naturais, aparato bucal apto à remoção de diversos tamanhos de mexilhões sobre o substrato rígido, bem como à fragmentação de suas conchas. Com este experimento, foi possível validar o importante papel da predação como subsídio para o controle biológico de *L. fortunei* e também o uso potencial de predadores nativos para esta atividade.

Palavras chave: Controle biológico. Predação. Espécies invasoras aquáticas. Interação trófica. Bioincrustação.

ABSTRACT

Helped by anthropogenic activities, *Limnoperna fortunei* has spread rapidly throughout the South American continent, invading aquatic ecosystems causing substantial ecological and economic impacts. Biological control of invasive species, unlike the others, is known to cause minimal disturbances to the environment and be cost effective. In order to support future strategies of invasive control, the present investigation aimed to evaluate the potential of a native fish species as a controlling agent of *L. fortunei* in a confined artificial environment. For this, a short-term predation experiment was carried out in a fish-farming station at upper Paraná River basin, Brazil. Exposure to predation by adults of *Megaleporinus obtusidens* consistently reduced *L. fortunei* biomass and the level of impact on them increased significantly with the increase of the predator densities and exposure periods. After the observation of several substrates with total removal of mussels, it was possible to infer that there was predation on all size classes of shells. The larval density of *L. fortunei* suffered strong reductions after the first experimental period, both in control and treatments, suggesting that the trophic interaction was not the driving factor of this result. *Megaleporinus obtusidens* present determinant characteristics for the success of predation on *L. fortunei* in confined settings, such as resistance to unnatural conditions, buccal apparatus able to removing several sizes of mussels on the hard substrate, as well as the fragmentation of its shells. With this experiment, it was possible to validate the important role of predation as a subsidy for the biological control of *L. fortunei* and also the potential use of native predators for this activity.

Key words: Biological control. Predation. Aquatic invasive species. Trophic interactions. Biofouling.

1 INTRODUÇÃO

As invasões biológicas vêm ameaçando cada vez mais a integridade dos ecossistemas causando danos ecológicos (KATS; FERRER, 2003) e econômicos (PIMENTEL; ZUNIGA; MORRISON, 2005) ao redor do planeta. Nos sistemas aquáticos dulcícolas, em particular, dentre os diversos grupos taxonômicos introduzidos, bivalves estão entre os que apresentam impactos ecológicos e econômicos mais bem documentados (KELLER; LODGE; FINNOFF, 2007; STRAYER, 2010; BOLTOVSKOY; CORREA, 2015). Estes organismos são conhecidos por apresentarem uma ameaça iminente à biodiversidade nativa (RICCIARDI, 1998) e por comprometerem seriamente a operação de indústrias dependentes de água devido à bioincrustação (MANSUR et al., 2012). *Limnoperna fortunei* (Dunker), conhecido popularmente como mexilhão dourado é um bivalve (Mitylidae) originário do sudeste asiático, principalmente China, que entre as décadas de 60 e 90 foi introduzido involuntariamente em Hong Kong, Taiwan, Japão e no início da década de 90 na América Sul (PASTORINO et al., 1993). Neste último, *L. fortunei* colonizou a Argentina, Uruguai, Paraguai, Bolívia e Brasil, invadindo ecossistemas aquáticos e estruturas hidráulicas, causando impactos ecológicos e econômicos significativos (DARRIGRAN; DAMBORENEA, 2011; BOLTOVSKOY; CORREA, 2015). Sua história de vida e hábitos reprodutivos típicos de bivalves marinhos (*i.e.* sésseis, bissais e com estágio larval planctônico) o permite ocupar um nicho ecológico único em água doce e, como consequência, atinge densidades extremamente altas, além de atuar como efetivos engenheiros do ecossistema (DARRIGRAN, 2002; BOLTOVSKOY et al., 2006; KARATAYEV et al., 2007). Dentre outros efeitos, *L. fortunei* altera a composição de espécies bentônicas (DARRIGRAN et al., 1998), coloniza carapaças de crustáceos e outros bivalves nativos da família Mycetopodidae como *Leila blaivilleana* limitando a sua sobrevivência (MANSUR et al., 2004), altera os parâmetros físico-químicos da água (CATALDO et al., 2005), além de causarem diversos danos às estruturas hidráulicas industriais, principalmente de usinas hidrelétricas (MANSUR et al., 2012).

Devido à situação emergencial imposta pela invasão de *L. fortunei*, diversas estratégias de controle tem sido desenvolvidas e aplicadas. Estas estratégias incluem métodos físicos como tratamentos térmicos (MORTON, 1982), radiação ultravioleta (SATUITO; KATUYAMA; DEN, 2000), filtros fixos (DARRIGRAN, 2002), fluxo de corrente de alta velocidade (MATSUI et al., 2002) e químicos, como envenenamento com

moluscidas (CATALDO; BOLTOVSKOY; POSE, 2003). No Brasil, uma estratégia amplamente utilizada pela indústria é o controle químico a base de dióxido de cloro. Entretanto, além de apresentar uma baixa eficiência, sua aplicação pode contribuir com a poluição do ambiente, bem como causar danos às instalações (ULIANO-SILVA et al., 2013). Com relação ao controle biológico, embora seja conhecido por causar distúrbios mínimos ao ambiente, este é pouco estudado e sua aplicação em estratégias de controle de *L. fortunei* é rara ou escassa. Recentemente, um método de prevenção integrada, no qual agentes físicos (e.g. substratos artificiais) e biológicos (i.e. peixes predadores) agem sinergeticamente, foi proposto na China (XU et al., 2015) e, até o momento, parece ser a estratégia mais viável do ponto de vista ambiental. No entanto, assim como para os demais métodos, a aplicação do controle biológico deve ser previamente fundamentada por estudos detalhados a fim de evitar maiores ameaças ao ambiente (LAWLER et al., 1999). Por exemplo, durante décadas o método de “controle biológico clássico”, no qual são importadas espécies para o controle de invasores (DEBACH, 1974), tem sido utilizado em diversos ambientes. Porém, muitas vezes demanda custos elevados, sua eficácia não é comprovada e efeitos indesejáveis são detectados (HOWARTH, 1991; SIMBERLOFF; STILING, 1996). Por outro lado, métodos de controle biológico alternativos, nos quais espécies de predadores nativos, são utilizados como agentes controladores, têm sido desenvolvidos e sugeridos como ferramenta potencial de menor custo e menor risco ambiental (SHELDON; CREED, 1995; WARD-FEAR; BROWN; SHINE, 2010; RODRÍGUEZ-CRUZ et al., 2017).

Estudos recentes têm verificado o consumo de *L. fortunei* por diversos peixes no continente sul americano, perfazendo uma lista com aproximadamente 50 espécies (CATALDO, 2015). No entanto, o potencial destas espécies como agentes controladores é pouco explorado, havendo na literatura apenas especulações suportadas por estudos de dieta (i.e. conteúdo estomacal) e evidências indiretas (i.e. caracteres morfológicos). Na bacia do alto rio Paraná, na qual predadores nativos de *L. fortunei* tais como piaus do gênero *Megaleporinus* e *Schizodon* são conhecidos, estudos detalhados acerca das interações envolvidas se fazem necessários, uma vez que estes podem fornecer informações importantes sobre seu potencial uso como agentes biológicos controladores (ODUOR et al., 1999; GARCÍA; PROTOGINO, 2005; PEREIRA et al., 2016). *Megaleporinus obtusidens* é uma espécie de peixe nativa da bacia do alto rio Paraná e alguns estudos sugerem que, juntamente com *M. friderici* e *M. macrocephalus*, são os principais anostomídeos consumidores de *L. fortunei* (PENCHASZADEH et al., 2000; OLIVEIRA et al., 2010; ISAAC et al., 2014; ROSA

et al., 2015). Neste sentido, o presente estudo teve como objetivo principal a avaliação experimental do potencial desta espécie como agente controlador de *L. fortunei* e a seguinte hipótese foi testada: Quando em confinamento, o predador selecionado está apto ao consumo de mexilhões dourados de diversos tamanhos fixados a substratos rígidos e, portanto, influenciam a densidade de suas larvas devido ao consumo de mexilhões adultos reprodutores. Com base nesta hipótese, três perguntas foram elaboradas: (i) a predação por *M. obtusidens* reduz significativamente a biomassa de *L. fortunei* em área confinada? (ii) o consumo desta presa é dependente do tamanho de suas conchas? (iii) a densidade de larvas de *L. fortunei* disponíveis na coluna d'água é afetada pela atividade predatória?

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

A Estação Ambiental de Volta Grande (EAVG) é parte do complexo da Usina Hidrelétrica de Volta Grande (CEMIG) e está localizada entre os municípios de Conceição das Alagoas - MG e Miguelópolis - SP (20° 01' S e 48° 15' W). Nessa região, o clima é temperado úmido com inverno seco e verão quente (Cwa - [Köppen](#)), com temperatura média anual entre 22 e 24°C, estação seca bem definida (maio-outubro) e precipitação média anual de 1.550 mm (CPTEC/INPE, 2016). Um experimento *ex situ* de curta duração foi desenvolvido na estação de piscicultura da EAVG que possui 107 tanques em uma área total de lâmina d'água de 66.240 m². A água de abastecimento da estação é oriunda do reservatório da UHE Volta Grande, no qual *L. fortunei* está presente desde 2011 (CBEIH, 2011).

2.2 Coletas de *Limnoperna fortunei*

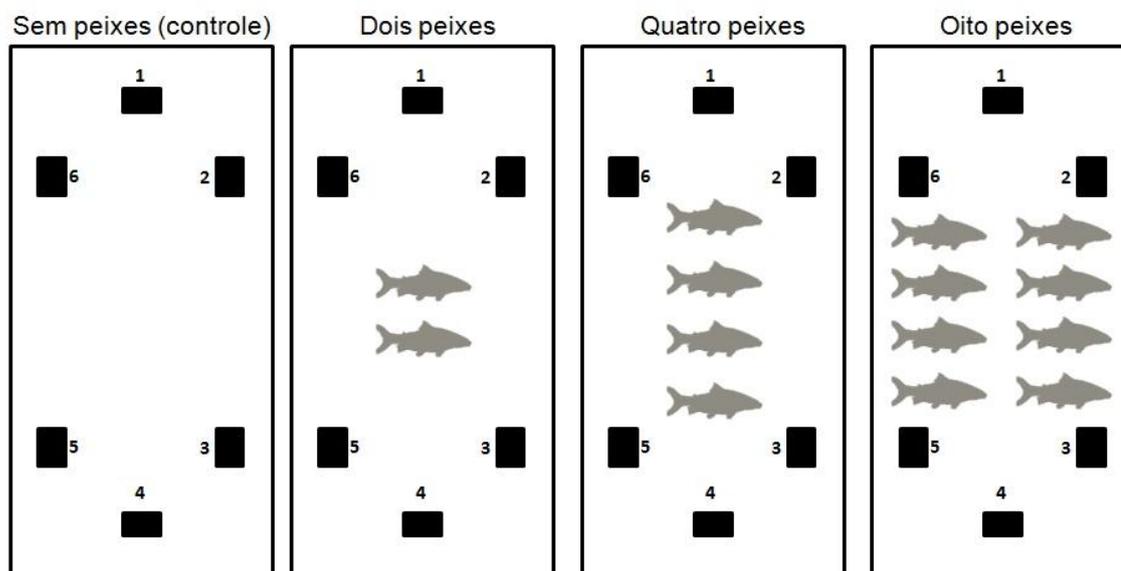
Com o intuito de obter substratos artificiais colonizados por *L. fortunei*, foram utilizados tijolos refratários comerciais (20 X 10 X 5 cm). Este tipo de substrato cerâmico foi utilizado com sucesso em estudos populacionais de *L. fortunei* na região sul do Brasil (BERGONCI et al., 2009). A escolha do local de submersão dos substratos se deu a partir da verificação de grandes incrustações na EAVG, sendo determinadas para tal, duas caixas coletoras que recebem água do reservatório da UHE Volta Grande. Cada tijolo teve seu peso úmido estimado, antes de ser inserido nas caixas coletoras, onde foram fixados por cordão de nylon e posicionados sobre a parede de concreto de maneira que uma de suas superfícies

permanecesse exposta à coluna d'água. De acordo com a literatura, o período de exposição de três meses é o mínimo necessário para a colonização por recrutas e desenvolvimento de espécimes adultos (BERGONCI et al., 2009). Dessa forma, no mês de junho de 2016, foram submersos 190 tijolos nos locais determinados. No mês de outubro deste mesmo ano, os tijolos foram coletados, selecionados (em relação àqueles com maior abundância de *L. fortunei*) e transferidos para um tanque com fluxo de água local constante. Neste, foi permitido um período de aclimatação de 24 horas.

2.3 Coleta de peixes e manutenção para o experimento

A piapara *Megaleporinus obtusidens*, uma espécie de peixe nativa da bacia do alto rio Paraná, foi selecionada como predador modelo para o experimento de predação. Esta espécie foi descrita na literatura como potencial predadora de *L. fortunei* em ambientes invadidos no alto rio Paraná (OLIVEIRA et al., 2010; ISAAC et al., 2014; ROSA et al., 2015) e rio La Plata (PENCHASZADEH et al., 2000). Os exemplares de *M. obtusidens* utilizados no experimento foram obtidos na piscicultura da EAVG. Quarenta e dois peixes adultos com comprimento padrão semelhantes (CP médio= 29.9±1.48 cm) foram retirados de um tanque de piscicultura da referida estação (Tabela 1). Os peixes foram medidos (comprimento padrão em cm), pesados com balança de precisão (0.1g) e transferidos para tanques de concreto (5 X 2 X 0.7 m) com sistema de circulação de água contínuo, usando água do reservatório e sob iluminação natural. Estas unidades experimentais, a partir daqui, serão tratadas como mesocosmos. Em nove destes, os peixes foram estocados em diferentes números (2, 4 e 8 peixes x 3 réplicas) e um período de aclimatação de 24 horas, sem alimentação, foi permitido. Adicionalmente, três mesocosmos sem peixes foram utilizados como controles negativos (Figura 1). A fim de garantir o isolamento das unidades, estas foram cobertas com uma rede plástica com abertura de malha de 5 cm. As características físicas e químicas da água, que foram monitoradas a cada dia durante o experimento com o auxílio de uma Sonda Multiparametro YSI 6920 V2, se mantiveram estáveis apresentando baixa variabilidade. Portanto, assumimos que as condições da água não influenciaram a atividade dos predadores e presas (Tabela 2).

Figura 1 - Arranjo experimental composto por três réplicas de cada mesocosmo contendo seis substratos colonizados por *Limnoperna fortunei*. Da esquerda para a direita: Mesocosmo sem peixes (controle) e mesocosmos com dois, quatro e oito peixes (tratamentos).



Fonte: Do autor (2018).

Tabela 1 - Valores médios (média) e desvio padrão (DP) do comprimento total (CT, cm), comprimento padrão (CP, cm) e biomassa (g) dos espécimes de *Megaleporinus obtusidens* utilizados no presente estudo.

Tratamentos	CT (cm)		CP (cm)		Biomassa (g)	
	Média	DP	Média	DP	Média	DP
2 peixes	35.9	1.8	29.7	1.47	441.6	74.78
4 peixes	37.3	1.95	30.8	1.57	514.3	99.03
8 peixes	35.8	1.56	29.5	1.31	439.3	66.05

Fonte: Do autor (2018).

Tabela 2 - Parâmetros físico-químicos da água dos mesocosmos utilizados ao longo dos três dias de experimento na EAVG. Valores médios (\pm desvio padrão) de Temperatura ($^{\circ}\text{C}$), potencial hidrogênio-iônico (pH) e oxigênio dissolvido (OD%).

Dia	Tratamento	$^{\circ}\text{C}$	Ph	OD%
1	2 peixes	21.57 \pm 0.02	10.00 \pm 0.03	52.73 \pm 9,88
	4 peixes	21.61 \pm 0.08	10.02 \pm 0.01	55.6 \pm 6.05
	8 peixes	21.57 \pm 0.01	10.02 \pm 0.00	58.36 \pm 5.42
	Controle	21.60 \pm 0.00	9.95 \pm 0.01	65.00 \pm 1.20
2	2 peixes	21.80 \pm 0.08	9.87 \pm 0.04	63.8 \pm 19.77
	4 peixes	21.79 \pm 0.05	9.85 \pm 0.03	69.66 \pm 14.7
	8 peixes	21.74 \pm 0.01	9.84 \pm 0.02	74.53 \pm 9.12
	Controle	21.77 \pm 0.05	9.79 \pm 0.02	79.33 \pm 5.74
3	2 peixes	22.47 \pm 0.15	10.04 \pm 0.08	54.73 \pm 15.1
	4 peixes	22.38 \pm 0.02	10.01 \pm 0.05	60.53 \pm 10.4
	8 peixes	22.35 \pm 0.01	9.99 \pm 0.03	64.10 \pm 8.16
	Controle	22.47 \pm 0.13	9.95 \pm 0.01	74.40 \pm 2.60

Fonte: Do autor (2018).

2.4 Impactos da predação sobre *Limnoperna fortunei*

Para a avaliação do impacto da predação de *M. obtusidens* sobre *L. fortunei*, após o período de aclimatação dos peixes, os tijolos colonizados foram identificados, pesados em balança de precisão (0.1g, peso úmido), fotografados e introduzidos aleatoriamente, em grupos de seis em cada mesocosmo, incluindo controles. A biomassa de mexilhão dourado em cada tijolo foi calculada subtraindo o peso úmido do tijolo colonizado pelo peso úmido do tijolo sem mexilhões. Assim, foi possível introduzir uma biomassa de mexilhões aproximadamente igual (biomassa média = 1322.25 \pm 236.9 g) em cada mesocosmo. Após 24 horas, três tijolos escolhidos aleatoriamente foram retirados de cada mesocosmo, pesados, fotografados e submetidos à raspagem para retirada dos mexilhões restantes e fixação dos mesmos em solução de álcool 70%. Além disso, o peso do tijolo limpo foi obtido (peso

úmido). Após 48 horas do início do experimento, os três tijolos restantes em cada mesocosmo foram retirados e submetidos ao mesmo procedimento. Adicionalmente, a taxa de consumo individual (TC, g/dia) de *M. obtusidens* foi estimada da seguinte forma: A biomassa total de mexilhão dourado consumida em cada mesocosmo foi dividida pelo número de peixes no respectivo tanque e número de dias de exposição.

2.5 Predação seletiva por tamanho de concha

Para avaliar se *M. obtusidens* exerceu algum tipo de seleção quanto ao tamanho médio dos mexilhões consumidos, os mexilhões restantes em cada tijolo submetido à predação, bem como os mexilhões do controle, foram contados e medidos em laboratório com auxílio de paquímetro digital (0.01mm). Todos os mexilhões adultos (>5 mm; DARRIGRAN; PENCHASZADEH; DAMBORENEA, 1999) foram contados. Os números de mexilhões menores (<5 mm) foram estimados utilizando uma placa de Petri milimetrada sobre a qual sub-amostras referentes a 25% dos indivíduos foram aleatoriamente selecionadas. Os mexilhões foram separados em classes de comprimento em intervalo de 1 mm (exceto menores mexilhões) e o número de mexilhões em cada classe foi a variável dependente registrada para futuras análises.

2.6 Efeitos da interação trófica sobre as larvas de *Limnoperna fortunei*

A fim de investigar se a interação trófica entre *M. obtusidens* e *L. fortunei* e/ou o fato da presença de colônias de *L. fortunei* adultos influenciam a densidade de suas formas larvais disponíveis na coluna d'água, foram coletadas amostras de plâncton. Para tal amostragem foi utilizada uma rede de plâncton com abertura de malha equivalente a 36 µm, filtrando-se sempre a quantidade de 24 litros de água obtidos na saída de cada mesocosmo, em três tempos distintos: antes da introdução dos tijolos com mexilhões, após 24 h de experimento e após 48 h de experimento, estimando sempre suas densidades (número de larvas/litro). O volume de água filtrado de cada amostra foi imediatamente conservado em solução de álcool 70%. Análises posteriores incluíram inspeção das amostras sob estereomicroscópio, identificação de larvas de *L. fortunei* conforme proposto em Santos, Würdig, Mansur (2005), bem como a contagem das mesmas.

2.7 Análises estatísticas

O efeito da densidade de predadores sobre a biomassa do mexilhão dourado foi estimado utilizando um Modelo Generalizado Linear Misto (GLMM). Foi assumida uma distribuição binomial negativa para a variação da biomassa de mexilhão. Os mesocosmos foram considerados como efeito aleatório e as densidades de predadores como efeitos fixos. A fim de evitar pseudoreplicações, cada mesocosmo foi aninhado aos seus respectivos tijolos com mexilhões e então utilizado como efeito aleatório. Tal análise foi realizada separadamente para cada período (24 e 48 horas), uma vez que o número de substratos foi reduzido pela metade após 24 horas para avaliar o efeito da predação após este período.

Para análise comparativa da estrutura de tamanho das conchas, entre tratamentos e controle, em relação aos períodos de exposição, foram gerados histogramas com classes de comprimento para ambos os períodos. A primeira classe foi representada por mexilhões com comprimento inferior a 5 mm e as demais por adultos em intervalos de 1 mm. Valores médios do número de conchas por classe de tamanho foram apresentados nos histogramas.

Para avaliar se a interação trófica em questão exerceu alguma influência sobre a densidade de formas larvais de *L. fortunei*, foi elaborado um GLMM de distribuição Poisson, utilizando os mesocosmos como efeito aleatório e os períodos de exposição (24 e 48 horas), taxas de consumo e número de peixes de cada tratamento como efeitos fixos. Com o intuito de verificar se a presença de colônias de *L. fortunei* adultos influenciou a disponibilidade de suas formas larvais, foi elaborado um GLMM de distribuição Poisson, para o qual o número de peixes em cada mesocosmo foi utilizado como efeito aleatório e a ausência e presença do mexilhão dourado, durante 24 e 48 horas, como efeitos fixos.

Previamente à construção dos modelos, bem como à realização das análises, a distribuição dos dados foi avaliada quanto à normalidade e homocedasticidade. As análises foram feitas em ambiente e linguagem com o programa RStudio versão 1.0.136 usando o pacote lme4 (BATES et al., 2015) para o GLMM.

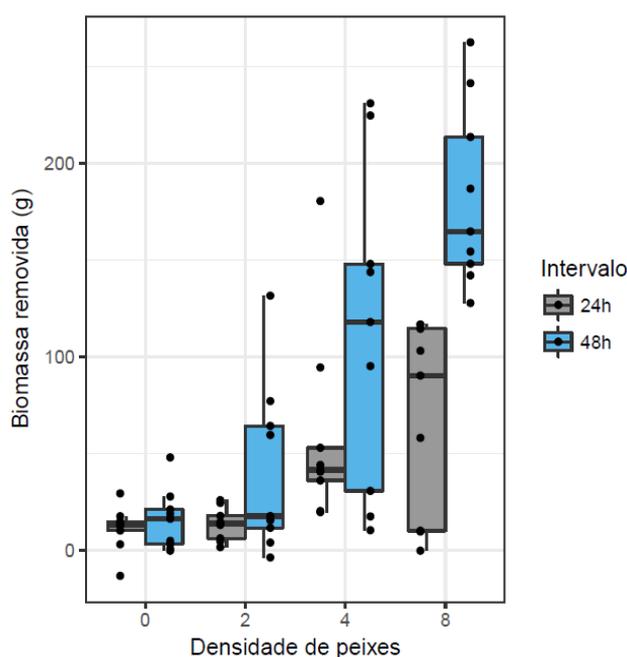
3 RESULTADOS

A exposição à predação por adultos de *M. obtusidens* reduziu consistentemente a biomassa do mexilhão dourado e o nível de impacto sobre esta aumentou significativamente com o aumento das densidades de predadores após 24 ($p = 0.002$) e 48 horas ($p < 0.001$). Durante o período de 24 horas somente o tratamento com oito peixes reduziu substancialmente a biomassa de mexilhão dourado em relação ao controle. Entretanto, após o

período de 48 horas foi possível observar um forte impacto da predação sobre a biomassa de mexilhões em todos os tratamentos (Figura 2). Os tijolos expostos durante 24 horas sofreram redução de 4.2, 5.1, 24 e 34.9% da biomassa nos tanques controles e nos tratamentos com dois, quatro e oito peixes, respectivamente. Com relação aos tijolos expostos durante 48 horas, estes sofreram redução de 7.4, 21.3, 62.4 e 98.6% respectivamente. Vale ressaltar que, nas primeiras 24 horas, foi observado pelo menos um tijolo com remoção total de seus mexilhões em todos os tratamentos com oito peixes e em um tratamento com quatro peixes. No entanto, ao final do experimento, tijolos com remoção total de mexilhões foram observados em todos os tratamentos, mas principalmente naqueles com oito peixes, nos quais somente dois tijolos (22%) continham mexilhões remanescentes.

Com relação às taxas de consumo individual de mexilhão dourado por *M. obtusidens*, não foram verificadas diferenças significativas entre os tratamentos, indicando que o aumento da densidade de predadores não influenciou o seu desempenho predatório. Os maiores valores médios foram registrados nos tratamentos com quatro peixes (TC= 64.72±7.89) e os menores nos tratamentos com dois (TC= 41.95±31.76) e oito peixes (TC= 47.16±7.51).

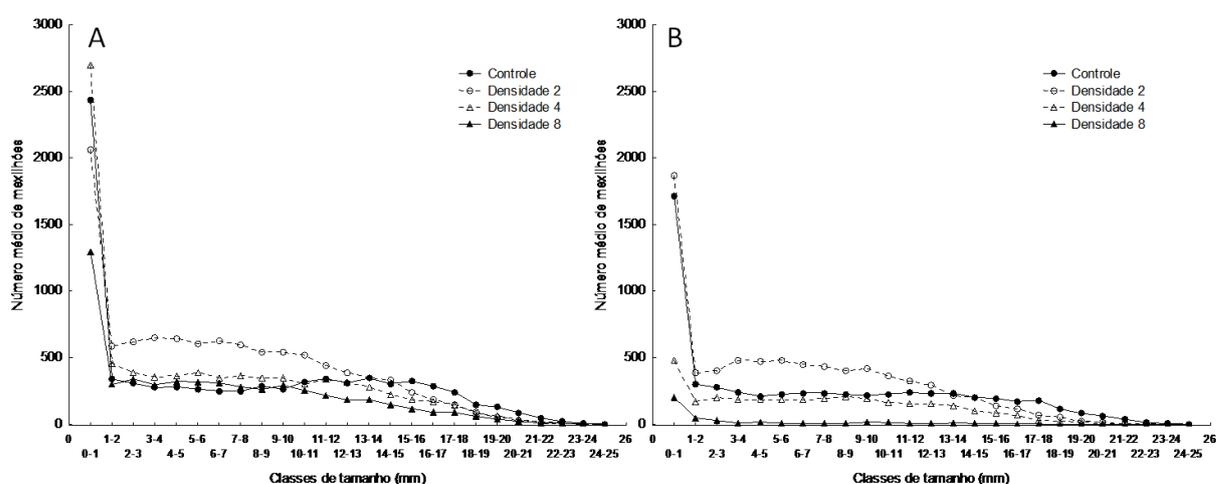
Figura 2 - Biomassa de *Limnoperna fortunei* removida por *Megaleporinus obtusidens* para cada substrato, nos tratamentos com dois, quatro e oito peixes, em intervalos de 24 e 48 horas de exposição. Traços horizontais representam as medianas, caixas representam o quartil e traços verticais representam valores mínimos e máximos. A densidade zero representa o controle negativo do experimento.



Fonte: Do autor (2018).

Após a observação de tijolos com remoção total de mexilhões dourado foi possível inferir que houve predação sobre todas as classes de tamanho das conchas. No entanto, nas primeiras 24 horas, houve maior remoção dos mexilhões acima de 14 mm, principalmente pelos tratamentos com oito peixes (Figura 3). Durante este período, os mexilhões menores que 14 mm se mantiveram em abundância igual ou superior aos do controle. Com relação aos tijolos expostos durante 48 horas, foi verificada em todos os tratamentos remoção de mexilhões de praticamente todas as classes, mas esse impacto se manteve mais acentuado sobre os indivíduos maiores, principalmente pelos tratamentos de quatro peixes. Ainda durante o período de 48 horas, o maior número de mexilhões remanescentes foi composto por recrutas e juvenis (<5 mm), sendo possível inferir que *M. obtusidens* foi mais eficiente na remoção de adultos de *L. fortunei*.

Figura 3 - Número médio de indivíduos de *Limnoperna fortunei*, por classe de tamanho (mm), registrados para o controle (círculo escuro), tratamento com dois (círculo claro), quatro (triângulo claro) e oito (triângulo escuro) peixes. Os histogramas representam os valores após o período de 24 horas (A) e após o período de 48 horas de exposição (B).

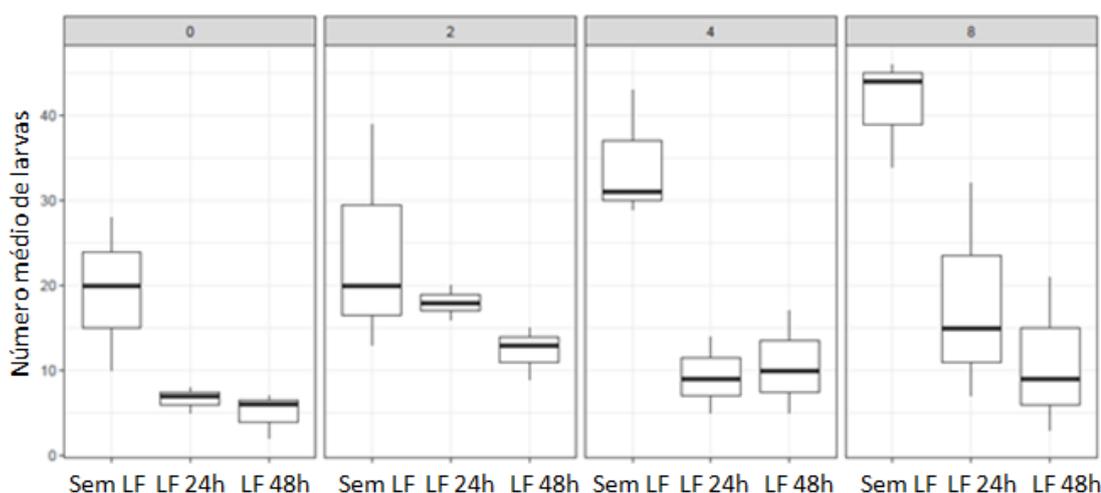


Fonte: Do autor (2018).

O número de larvas de *L. fortunei* sofreu fortes reduções durante o período de 24 horas, tanto nos tratamentos quanto no controle, indicando que a interação trófica não foi o fator determinante. Devido a este resultado, o primeiro modelo foi desconsiderado. No entanto, o GLMM baseado na ausência e presença de adultos de *L. fortunei* indicou que, após a introdução dos tijolos, houve uma redução significativa ($p < 0.001$) no número de suas larvas após os intervalos de 24 e 48 horas, em todos os tratamentos, incluindo o controle. Entre os

intervalos, observaram-se diferenças sutis na densidade larval, entretanto, os números médios continuaram reduzindo-se apenas no controle e tratamento com dois peixes. Nos tratamentos com quatro e oito peixes, os números médios se mantiveram (Figura 4).

Figura 4 - Mediana (traços horizontais), quartil (caixas) e valores mínimos e máximos (traços verticais) do número de larvas de *Limnoperna fortunei* na ausência (Sem LF) e nos intervalos de 24 e 48 horas com a presença de adultos desta espécie (LF 24h e LF 48h, respectivamente). Números na parte superior da figura representam o controle, tratamento com dois, quatro e oito predadores, respectivamente.



Fonte: Do autor (2018).

4 DISCUSSÃO

A redução significativa na biomassa de *L. fortunei* demonstrou o forte impacto causado pela atividade predatória de *M. obtusidens*. Foram observadas evidências diretas do elevado potencial deste peixe em consumir *L. fortunei*, além de fornecer os primeiros dados em ambiente não natural a respeito de suas taxas de consumo sobre este bivalve, bem como taxas de remoção sobre substrato rígido. O confinamento de ambas as espécies possivelmente favoreceu a interação e influenciou fortemente nos resultados. Em ambientes naturais, a distribuição espacial de *L. fortunei* e a disponibilidade de outras presas para os peixes provavelmente influenciam na intensidade pela qual estes organismos interagem entre si (ISAAC et al., 2014) e provavelmente o impacto da predação nestes ambientes é menos intenso. Entretanto, o confinamento pode estimular o relacionamento entre predador e presa, mesmo entre espécies pouco relacionadas, assim elevando as taxas de consumo (PEREIRA et

al., 2016). A supressão quase total dos mexilhões (~98%), observada após 48 horas no tratamento com oito peixes, sugere que os fatores densidade de predadores e período de exposição também contribuíram substancialmente. Na natureza, a ingestão de moluscos por espécies do gênero *Megaleporinus* e suas adaptações morfológicas para tal, como dentes pré-maxilares e faríngeos são conhecidas na literatura (MASTRARRIGO, 1950; OCCHI; OLIVEIROS, 1974; GARCÍA; PROTOGINO, 2005). Recentemente, estudos têm registrado a presença de bivalves invasores (*e.g.* *L. fortunei* e *Corbicula fluminea*) na dieta de *M. obtusidens* e seu potencial como agentes controladores foi sugerido (PENCHASZADEH et al., 2000; OLIVEIRA et al., 2010; ROSA et al., 2015). Estudos como estes, os quais contem registros do consumo de bivalves invasores por peixes nativos podem fornecer informações importantes sobre potenciais agentes controladores, como o fez para *M. obtusidens* no presente estudo. Adicionalmente, experimentos conforme o apresentado aqui, no qual variáveis ambientais como distribuição e disponibilidade de outras presas são controladas, fornece informações complementares que podem auxiliar no uso efetivo da predação como ferramenta de controle. Por exemplo, Xu et al. (2015) mencionaram o papel relevante da predação por peixes sobre *L. fortunei* ao restringir seus tamanhos e densidades em substratos artificiais. Ray, Corkum (1997) encontraram resultados similares após introduzirem individualmente peixes em aquários contendo mexilhões zebra *Dreissena polymorpha*. Após 24 horas, estes autores verificaram uma redução significativa de pequenos mexilhões que alterou a estrutura de tamanho de suas colônias. Por outro lado, Pereira et al. (2016), em um desenho experimental similar ao descrito acima, verificou baixo consumo de *C. fluminea* por duas espécies de peixe, possivelmente devido à defesas anti-predatórias do bivalve (*e.g.* conchas rígidas) ou limitações morfológicas dos peixes (*e.g.* ausência de dentes e/ou aparato bucal adaptados). As informações obtidas na presente investigação e nas demais, indicam que além dos dados de dieta natural, características espécie-específicas, bem como a densidade de predadores e o período de exposição, devem ser considerados para elevar o potencial da predação em áreas confinadas.

Evidências claras sobre a habilidade de *M. obtusidens* em consumir mexilhões dourado de diversos tamanhos, mas especialmente adultos, foram apresentadas pelo presente experimento, principalmente nos tratamentos com quatro e oito peixes. Nestes, a remoção total dos mexilhões fixados em diversos substratos sugerem a ausência de seletividade predatória, assim rejeitando a segunda hipótese. Todavia, nas primeiras 24 horas foi possível detectar maiores investidas sobre mexilhões <5 e >15 mm, notadamente no tratamento com

oito peixes nos quais as abundâncias destes indivíduos foram as mais distantes daquelas do controle. Mexilhões dourado juvenis (<5 mm) tendem a se agregarem aos mexilhões maiores, assim conseguindo proteção física contra predação (TAMBURRI; ZIMMER; ZIMMER, 2007). Provavelmente, o consumo de juvenis nas primeiras 24 horas ocorreu de forma acidental sendo ingeridos juntos com os mexilhões >15 mm sobre os quais a maioria destes juvenis estavam aderidos (observação pessoal). Após este período, a remoção de parte dos mexilhões >15 mm pode ter promovido a exposição das demais classes, resultando no seu consumo mais evidente após 48 horas. Embora não haja informação disponível sobre tais aspectos em sistemas artificiais, a literatura atesta que, na natureza, diferentes estágios de desenvolvimento de *L. fortunei* são predados por peixes (PAOLUCCI et al., 2007) e que mexilhões >17 mm não foram consumidos (MONTALTO et al., 1999; CANTANHÊDE et al., 2008; VIEIRA; LOPES, 2013). No presente estudo, mexilhões juvenis foram os mais abundantes nos mesocosmos, semelhante ao padrão de distribuição encontrado na natureza (DARRIGRAN, 2002; BOLTOVSKOY et al., 2006). Além da abundância no ambiente, outro fator favorável ao consumo de mexilhões pequenos é o comportamento vágil exibido por indivíduos <15 mm (URYU; IWASAKY; HINQUE, 1996), o qual permite seu deslocamento sobre o sedimento onde estão mais acessíveis à predadores (VIEIRA; LOPES, 2013). Adicionalmente, o consumo de pequenos mexilhões pode estar relacionado a limitações morfológicas, tais como amplitude de abertura bucal (PREJS; LEWANDOWSKI; STAFICZYKOWSKA-PIOTROWSKA, 1990) e dentição especializada (GARCÍA; PROTOGINO, 2005). Contudo, Penchaszadeh et al. (2000) mencionaram que espécimes de *M. obtusidens* nem sempre ingerem mexilhões inteiros, pois podem abocanhar somente uma porção deste, sem removê-lo do substrato. Neste sentido, mesmo que estes peixes sejam aptos ao consumo de mexilhões inteiros, devido aos seus dentes faríngeos que auxiliam na fragmentação destes, o fato deste peixe ser capaz de fragmentar as conchas com os dentes pré-maxilares, sugere que a sua ingestão por inteiro não seja a única maneira de consumi-los, permitindo assim o consumo dos diversos tamanhos de mexilhões disponíveis no mesocosmo.

A redução substancial do número de larvas de *L. fortunei*, 24 horas após a introdução dos tijolos colonizados, ocorreu tanto nos tratamentos quanto no controle, sugerindo que a predação sobre os mexilhões não exerce influência sobre este parâmetro, rejeitando a terceira hipótese. Por outro lado, o efeito sobre a densidade larval disponível na coluna d'água pode ter sido influenciado por fatores tais como o estabelecimento de larvas e canibalismo. Estudos sobre o estabelecimento de larvas são pouco conhecidos para invertebrados de água doce

(THORP; COVICH, 2001) e embora este aspecto não tenha sido investigado, possivelmente influenciou nos resultados. Sinais químicos emitidos por mexilhões dourado adultos são responsáveis por mediar o estabelecimento de larvas em áreas próximas à suas agregações (TAMBURRI; ZIMMER; ZIMMER, 2007). Sardiña, Cataldo, Boltovskoy (2009), em condições experimentais, observaram que as áreas colonizadas por *L. fortunei* adultos receberam mais recrutas do que as áreas não colonizadas. Resultados semelhantes foram observados durante o recrutamento de *D. polymorpha*, sendo este mais pronunciado em áreas com mexilhões adultos (CHASE; BAILEY, 1997). Entretanto, o oposto também foi observado para esta mesma espécie (MÖRTL; ROTHHAUPT, 2003) e para *C. fluminea* (WERNER; ROTHHAUPT, 2007). Todavia, larvas com comportamento gregário tendem a se estabelecer entre as densas agregações de adultos potencialmente canibais, aumentando o risco de mortalidade por predação (TAMBURRI; ZIMMER; ZIMMER, 2007; SARDIÑA; CATALDO; BOLTOVSKOY, 2009). Os mexilhões dourado adultos ingerem partículas de até 1 mm, assim estão prontamente aptos à predação de suas larvas (ROJAS MOLINA; PAGGI; DEVERCELLI, 2008). Dessa maneira, este fenômeno pode ter atuado concomitantemente ao possível estabelecimento das larvas nos substratos colonizados, então influenciando nas densidades larvais.

O presente estudo forneceu as primeiras informações sobre a interação trófica entre *M. obtusidens* e *L. fortunei* em área confinada e tratou da investigação sobre o potencial da predação por peixes sul-americanos como subsídio para o controle de incrustações em ambientes artificiais. Em contraste ao proposto por Pereira et al. (2016), os quais avaliaram o uso da predação por peixes no controle de *C. fluminea*, os resultados obtidos foram promissores para suportar sua aplicação em tais estratégias. A redução de quase cem por cento dos mexilhões disponíveis, após 48 horas no tratamento com a maior densidade, reflete a habilidade de *M. obtusidens* na remoção de *L. fortunei* do substrato rígido, fragmentação de sua concha e ingestão de grandes porções com diversos tamanhos de concha, em curto espaço de tempo. Dessa maneira, o uso de *M. obtusidens* é recomendado para a aplicação em sistemas de prevenção ecológica integrada, tais como propostos por Xu et al. (2015). Estes sistemas visam impedir que *L. fortunei* alcance áreas e estruturas indesejadas, sendo esta a maneira mais eficaz de minimizar os impactos decorrentes de suas incrustações (SIMBERLOFF, 2001). Contudo, é importante destacar que por se tratar de uma espécie nativa da bacia do rio Paraná, o seu uso é recomendado somente para este sistema, evitando assim eventuais impactos relacionados à sua introdução. Para as demais regiões afetadas pela

invasão de *L. fortunei* é recomendado mais estudos a respeito de seus inimigos naturais, tais como peixes e em especial as espécies de anostomídeos, as quais apresentam grande potencial.

5 CONCLUSÃO

Em conclusão, *M. obtusidens* apresentou características determinantes para o sucesso da predação sobre *L. fortunei* em áreas confinadas, tais como flexibilidade alimentar, resistência a condições não naturais, aparato bucal apto à remoção do bivalve sobre substrato rígido, bem como à fragmentação de suas conchas, permitindo a ingestão de diversos tamanhos. Com este experimento, foi possível validar o importante papel da predação como subsídio para o controle biológico de *L. fortunei* e também o uso potencial de predadores nativos para esta atividade, evitando assim novas ameaças. Adicionalmente, a possível retenção de larvas de *L. fortunei* decorrente da presença de substratos colonizados reforça a eficácia de sistemas de prevenção integrada, os quais utilizam mecanismos físicos (substratos rígidos e fluxo d'água elevado) e biológicos (predadores) para retenção deste bivalve (XU et al., 2015). Embora os dados apresentados sejam experimentais, o conhecimento adquirido de sistemas confinados, especialmente do ponto de vista do controle biológico, pode ajudar a melhorar metodologias análogas para águas abertas (PEREIRA et al., 2016). No caso do presente estudo, identificando uma espécie apropriada para tais estratégias e mostrando a importância de suas densidades populacionais para potencializar os efeitos de futuras estratégias de controle do mexilhão dourado.

REFERÊNCIAS

- BATES, D.; MÄCHLER, M.; BOLKER, B.; WALKER, S. "Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4." **Journal of Statistical Software**. v. 67, n. 1, p. 1-48, 2015.
- BERGONCI, P.E.A.; MANSUR, M.C.D.; PEREIRA, D.; SANTOS, C.P. Population sampling of the golden mussel, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857), based on artificial ceramic substrate. **Biotemas**. v. 22, n. 3, p. 85-94, 2009.
- BOLTOVSKOY, D.; CORREA, N. Ecosystem impacts of the invasive bivalve *Limnoperna fortunei* (golden mussel) in South America. **Hydrobiologia**. v. 746, p. 81-95, 2015.
- BOLTOVSKOY, D.; CORREA, N.; CATALDO, D.; SYLVESTER, F. Dispersion and ecological impacts of the invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* in Río de la Plata watershed and beyond. **Biological Invasions**. v. 8, p. 947-963, 2006.
- CANTANHÊDE, G.; HAHN, N.S.; GUBIANI, E.A.; FUGI, R. Invasive mollusks in the diet of *Pterodoras granulosus* (Valenciennes, 1821) (Pisces, Doradidae) in the upper Paraná River floodplain. **Ecology of Freshwater Fish**. v. 17, p. 47-53, 2008.
- CATALDO, D. Trophic relationships of *Limnoperna fortunei* with adult fishes. In: BOLTOVSKOY, D. (Eds). ***Limnoperna fortunei: the ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel***. Springer International Publishing, Cham, p. 231-248, 2015..
- CATALDO, D. H.; BOLTOVSKOY, D.; HERMOSA, J. L.; CANZI, C. Temperature-dependent rates of larval development in *Limnoperna fortunei* (Bivalvia: Mytilidae). **Journal of Molluscan Studies**. v. 71, n. 1, p. 41-46, 2005.
- CATALDO D.; BOLTOVSKOY, D.; POSE, M. Toxicity of chlorine and three nonoxidizing molluscicides to the pest mussel *Limnoperna fortunei*. **Journal of the American Waterworks Association**. v. 95, p. 66-78, 2003.
- CBEIH, 2011. Relatório de Campo Volta Grande (MG/SP) – GT343 Controle do mexilhão dourado: Bioengenharia e novos materiais para aplicações em ecossistemas e usinas hidrelétricas, realizado em junho de 2011. <http://www.cbeih.org>. Acesso: outubro, 2016
- CENTRO DE PREVISÃO DE TEMPO E ESTUDOS CLIMÁTICOS/INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS - CPETEC/INPE. http://www.cptec.inpe.br/clima/monit/monitor_brasil.shtml. Acesso: outubro, 2016.
- CHASE, M.E.; BAILEY, R.C. Recruitment of *Dreissena polymorpha*: Does the presence and density of conspecifics determine the recruitment density and pattern in a population? **Malacologia**. v. 38, p. 19-31, 1996.
- DARRIGRAN, G. Potential impact of filter-feeding invaders on temperate inland fresh water environments. **Biological Invasions**. v. 4, p. 145-156, 2002.
- DARRIGRAN, G.; DAMBORENEA, C. Ecosystem engineering impacts of *Limnoperna fortunei* in South America. **Zoological Science**. v. 28, p. 1-7, 2011.

DARRIGRAN, G.; MARTÍN, S.M.; GULLO, B.; ARMENDÁRIZ, L. Macroinvertebrates associated with *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857) (Bivalvia: Mytilidae) in Río de la Plata, Argentina. **Hydrobiologia**. v. 367, p. 223-230, 1998.

DARRIGRAN, G.; PENCHASZADEH, P.; DAMBORENEA, M.C. The life cycle of *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857) (Bivalvia: Mytilidae) from a neotropical temperate locality. **Journal of Shellfish Research**. v. 18, n. 2, p. 361-365, 1999.

DEBACH, P. **Biological Control By Natural Enemies**. Cambridge University Press, London. 323 p. 1974.

GARCÍA, M.L.; PROTOGINO, L.C. Invasive freshwater mollusks are consumed by native fishes in South America. **Journal of Applied Ichthyology**. v. 21, p. 34-38, 2005.

HOWARTH, F.G.. Environmental impacts of classical biological control. **Annual Review of Entomology**. v. 36, p. 485-509, 1991.

ISAAC, A.; FERNANDES, A.; GANASSIN, M.J.M.; HAHN, N.S. Three invasive species occurring in the diets of fishes in a Neotropical floodplain. **Brazilian Journal of Biology**. v. 74, p. 16-22, 2014.

KARATAYEV, A.Y.; BOLTOVSKOY, D.; PADILLA, D.K.; BURLAKOVA, L. The invasive bivalves *Dreissena polymorpha* and *Limnoperna fortunei*: parallels, contrasts, potential spread and invasion impacts. **Journal of Shellfish Research**. v. 26, p. 205-213, 2007.

KATS, L.B.; FERRER, R.P. Alien predators and amphibian declines: review of two decades of science and the transition to conservation. **Diversity and Distributions**. v. 9, p. 99-110, 2003.

KELLER, R.P.; LODGE, D.M.; FINNOFF, D.C. Risk assessment for invasive species produces net bioeconomic benefits. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**. v. 104, p. 203-207, 2007.

LAWLER, S.P.; DRITZ, D.; STRANGE, T.; HOLYOAK, M. Effects of introduced mosquitofish and bullfrogs on the threatened California red-legged frog. **Conservation Biology**. v. 13, p. 613-622, 1999.

MANSUR, M.; DOS SANTOS, C.; PEREIRA, D.; PAZ, I.; ZURITA, M.; RODRIGUEZ, M.; NEHRKE, M.; BERGONCI, P. **Moluscos límnicos invasores no Brasil: biologia, prevenção, controle**. Redes Editora, Porto Alegre. 412 p. 2012.

MANSUR, M.C.D.; QUEVEDO, C.B.; SANTOS, C.P.; CALLIL, C.T. Prováveis vias de introdução de *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mollusca, Bivalvia, Mytilidae) na bacia da Laguna dos Patos, Rio Grande do Sul e novos registros de invasão no Brasil, pelas bacias do alto Paraná e Paraguai. Pp. 33-38. In: J.S.V. SILVA; R.C.C.L. SOUZA (Eds). **Água de lastro e Bioinvasão**. Interciência, Rio de Janeiro. p. 33-38, 2004.

MASTRARRIGO, V. La boga, contribución a su conocimiento biológico. **Almanaque del Ministerio de Agricultura y Ganadería**. v. 25, p. 417-426, 1950.

MATSUI, Y.; NAGAYA, K.; FUNAHASHI, G.; GOTO, Y.; YUASA, A.; YAMAMOTO, H.; OHKAWA, K.; MAGARA, Y. Effectiveness of antifouling coatings and water flow in controlling attachment of the nuisance mussel *Limnoperna fortunei*. **Biofouling**. v. 18, p. 137-148, 2002.

MONTALTO, L.; OLIVEROS, O.B.; EZCURRA DE DRAGO, I.; DEMONTE, L.D. Peces del río Paraná medio predadores de una especie invasora: *Limnoperna fortunei* (Bivalvia, Mytilidae). **Fabricib**. v. 3, p. 85-103, 1999.

MÖRT, L.M.; ROTHHAUPT, K-O. Effects of adult *Dreissena polymorpha* on settling juveniles and associated macroinvertebrates. **International Review of Hydrobiology**. v. 88, p. 561-569, 2003.

MORTON, B. The reproductive cycle in *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857) (Bivalvia: Mytilidae) fouling Hong Kong's raw water supply system. **Oceanologia et Limnologia Sinica**. v. 13, p. 319-324, 1982.

OCCHI, R.H.; OLIVEROS, O.B. Estudio anátomo-histológico de la cavidade bucofaríngea de *Leporinus obtusidens* (Pisces, Tetragonopteridae). **Physis**. v. 33, p. 77-90, 1974.

ODUOR, G.I.; SANDLUND, O.T.; SCHEI, P.J.; VIKEN, Å. Biological pest control for alien invasive species. Invasive species and biodiversity management. In: Norway/United Nations (UN) Conference on Alien Species, 2nd Trondheim Conference on Biodiversity, Trondheim, Norway, 1-5 July 1996. Kluwer Academic Publishers, p. 305-321, 1999.

OLIVEIRA, C.R.C.; FUGI, R.; BRANCALHÃO, K.P.; AGOSTINHO, A.A. Fish as potential controllers of invasive mollusks in a neotropical reservoir. **Natureza & Conservação**. v. 8, p. 140-144, 2010.

PAOLUCCI, E.M.; CATALDO, D.H.; FUENTES, C.; BOLTOVSKOY, D. Larvae of the invasive species *Limnoperna fortunei* (Bivalvia) in the diet of fish larvae in the Paraná River, Argentina. **Hydrobiologia**. v. 589, p. 219-233, 2007.

PASTORINO, G.; DARRIGRAN, G.; MARTIN, S.; LUNASCHI, L. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae), nuevo bivalvo invasor en aguas del río de La Plata. **Neotropica**. v. 39, p. 34, 1993.

PEREIRA, J.L.; PINHO, S.; RÉ, A.; COSTA, P.A.; GONÇALVES, S.; CASTRO, B.B. Biological control of the invasive Asian clam, *Corbicula fluminea*: can predators tame the beast? **Hydrobiologia**. v. 779, n. 1, p. 209-226, 2016.

PENCHASZADEH, P.E.; DARRIGRAN, G.; ANGULO, C.; AVERBUJ, A.; BRÖGGER, M.; DOGLIOTTI, A.; PÍREZ, N. Predation of the invasive freshwater mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) by the fish *Leporinus obtusidens* Valenciennes, 1846 (Anostomidae) in the Río de La Plata, Argentina. **Journal of Shellfish Research**. v. 19, p. 229-231, 2000.

PIMENTEL, D.; ZUNIGA, R.; MORRISON, D. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. **Ecological Economics**. v. 52, p. 273-288, 2005.

PREJS, A.; LEWANDOWSKI, K.; STAFICZYKOWSKA-PIOTROWSKA, A. Size-selective predation by roach (*Rutilus rutilus*) on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): field studies. **Oecologia**. v. 83, p. 378-384, 1990.

RAY, W.J.; CORKUM, L.D. Predation of zebra mussels by round gobies, *Neogobius melanostomus*. **Environmental Biology of Fishes**. v. 5, p. 267-273, 1997.

RICCIARDI, A. Global range expansion of the Asian mussel *Limnoperna fortunei* (Mytilidae): another fouling threat to freshwater systems. **Biofouling**. v. 13, p. 97-106, 1998.

RODRÍGUEZ-CRUZ, F.A.; JANSSEN, A.; PALLINI, A.; DUARTE, M.V.A.; PINTO, C.M.F.; VENZON, M. Two predatory mite species as potential control agents of broad mites. **BioControl**. v. 62, p. 505-513, 2017.

ROJAS MOLINA, F.; PAGGI, J.C.; DEVERCELLI, M. Espectro trófico de *Limnoperna fortunei* (Bivalvia) en la llanura alluvial del Paraná medio. In: Proceedings of the 4th Argentine Conference on Limnology, San Carlos de Bailoche. p. 47, 2008.

ROSA, D.M.; SANTOS, G.B.; GOMES, P.L.A.; CAMPOS, M.C.S.; DIAS, J.H.P. Occurrence of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) in the fish diet from a south-eastern Brazilian reservoir. **Journal of Applied Ichthyology**. v. 31, n. 1, p. 188-191, 2015.

SANTOS, C.P.; WÜRDIG, N.L.; MANSUR, M.C.D. Larval stages of the Golden Mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker) (Bivalvia, Mytilidae) in Guaíba basin, Rio Grande do Sul state, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**. v. 22, n. 3, p. 702-708, 2005.

SARDIÑA, P.; CATALDO, D.; BOLTOVSKOY, D. Effects of conspecifics on settling juveniles of the invasive golden mussel, *Limnoperna fortunei*. **Aquatic Sciences**. v. 71, p. 479-486, 2009.

SATUITO, C.G.; KATUYAMA, I.; DEN, S. Effect of electric fields on the planktonic-staged larvae of fouling organisms. In: The 10th International Aquatic Nuisance Species and Zebra Mussel Conference, Toronto, Canada. p. 270, 2000.

SHELDON, S.P.; CREED, R.P. Use of a native insect as a biological control for an introduced weed. **Ecological Applications**. v. 5, p. 1122-1132, 1995.

SIMBERLOFF, D. Eradication of island invasives: practical actions and results achieved. **Trends in Ecology & Evolution**. v. 16, p. 273-274, 2001.

SIMBERLOFF, D.; STILING, P. How risky is biological control? **Ecology**. v. 77, p. 1965-1974, 1996.

STRAYER, D.L. Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. **Freshwater Biology**. v. 55, n. 1, p. 152-174, 2010.

TAMBURRI, M.N.; ZIMMER, R.K.; ZIMMER, C.A. Mechanisms reconciling gregarious larval settlement with adult cannibalism. **Ecological Monographs**. v. 77, p. 255-268, 2006.

THORP, J.; COVICH, A. **Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates**. Academic Press, San Diego, California Inc., p. 1056, 1991.

WARD-FEAR, G.; BROWN, G.P.; SHINE, R. Using a native predator (the meat ant, *Iridomyrmex reburrus*) to reduce the abundance of an invasive species (*the cane toad, Bufo marinus*) in tropical Australia. **Journal of Applied Ecology**. v. 47, p. 273-280, 2010.

WERNER, S.; ROTHHAUPT, K-O. Effects of the invasive bivalve *Corbicula fluminea* on settling juveniles and other benthic taxa. **Journal of North American Benthological Society**. v. 26, n. 4, p. 673-680, 2007.

ULIANO-SILVA, M.; FLÁVIO, F.C.; FERNANDES, C.F.; HOLANDA, I.B.B.; REBELO, M.F. Invasive species as a threat to biodiversity: The golden mussel *Limnoperna fortunei* approaching the Amazon River basin. **Exploring Themes on Aquatic Toxicology**. v. 1, p. 1-14, 2013.

URYU, Y.; IWASAKY, K.; HINQUE, M. Laboratory experiments on behaviour and movement of a freshwater mussel, *Limnoperna fortunei* (Dunker). **Journal of Molluscan Studies**. v. 62, p. 327-341, 1996.

VIEIRA, J.P.; LOPES, M.N. Size-selective predation of the catfish *Pimelodus pintado* (Siluriformes: Pimelodidae) on the golden mussel *Limnoperna fortunei* (Bivalvia: Mytilidae). **Zoologia**. v. 30, p. 43-48, 2013.

XU, M.; DARRIGRAN, G.; WANG, Z.; ZHAO, N.; LIN, C.C.; PAN, B. Experimental study on control of *Limnoperna fortunei* biofouling in water transfer tunnels. **Journal of Hydro-environment Research**. v. 9, p. 248-258, 2015.

ARTIGO 2

PRESAS NÃO NATIVAS: ENTRADA OU PRATO PRINCIPAL PARA PEIXES DE ÁGUA DOCE NEOTROPICAIS?

Artigo redigido sob as normas do MANUAL DE NORMALIZAÇÃO E ESTRUTURA DE TRABALHOS ACADÊMICOS: TCCS, MONOGRAFIAS, DISSERTAÇÕES E TESES - 2a edição revista, atualizada e ampliada seguindo a norma para publicação periódica científica NBR 6022 (ABNT, 2003a).

RESUMO

Diversos estudos têm apontado os impactos decorrentes da invasão de espécies em ambientes aquáticos, especialmente aqueles relacionados às introduções de predadores não-nativos. Entretanto, os impactos causados por espécies não nativas que atuam como presas são raramente documentados. Com o auxílio de métodos de análises de dieta convencionais combinados com análises de isótopos estáveis, o presente estudo objetivou quantificar a importância de presas não nativas, em termos de contribuição isotópica, para a ictiofauna do reservatório de Volta Grande, bacia do alto rio Paraná. Os peixes foram coletados trimestralmente entre Outubro/2015 e Julho/2016 com o auxílio de redes de espera, com diferentes tamanhos de malhas. Paralelamente às coletas de peixes e, nos mesmos locais, potenciais espécies de presas não nativas e nativas foram coletadas manualmente, com o auxílio de draga de fundo tipo Petersen e peneiras semi-circulares. Os conteúdos estomacais dos peixes foram coletados e analisados sob estereoscópio e, amostras de tecido muscular destes peixes, bem como das presas coletadas foram submetidas a análises isotópicas. Os resultados obtidos revelaram uma estruturação trófica onde não só a comunidade de peixes, mas também suas presas apresentam forte componente de espécies não-nativas. Os modelos isotópicos mistos indicaram que pelo menos metade do carbono utilizado pela maioria dos peixes analisados foi proveniente de presas não nativas. Adicionalmente, demonstraram pela primeira vez, as taxas de assimilação de bivalves invasores por peixes nativos, tais como *Leporinus friderici* o qual derivou parte importante de sua energia de vias pelágicas devido a sua habilidade em consumir estes filtradores. Em conclusão, foi possível demonstrar fortes evidências do papel desempenhado pelas presas não nativas como parte importante da dieta e fornecimento de carbono para biomassa de peixes do sistema analisado. Estes resultados podem ajudar a compreender questões ecológicas fundamentais, uma vez que trazem à luz a extensão pela qual essas novas combinações de espécies alteram a dinâmica energética original e criam ecossistemas com propriedades alteradas.

Palavras chave: Espécies não nativas. Predação. Interações tróficas. Isótopos estáveis.

ABSTRACT

Several studies have pointed out the impacts of biological invasion in aquatic environments, especially those related to the introduction of non-native predators. However, impacts caused by invasive species that act as prey are rarely documented. With the aid of conventional diet analysis methods combined with stable isotope analyzes, the present study aimed to quantify the importance of invasive prey in terms of isotopic contribution to the fish community of the Volta Grande reservoir, upper Paraná river basin. The fish samples were carried out quarterly between October/2015 and July/2016 with waiting nets. In parallel to the fish samples, in the same sites, both invasive and native prey potential were collected manually, with a deep dredger and semi-circular sieves. The stomach contents of the fish were collected and analyzed under stereoscope, and samples of muscle tissue of these fish, as well as collected prey were submitted to isotopic analysis. The results obtained revealed a trophic structure where not only the fish community, but also their prey present a strong component of non-native species. Isotopic mixing models indicated that at least half of the carbon used by most of the fish analyzed came from invasive prey. In addition, results demonstrated for the first time the assimilation rates of invasive bivalves by native fish, such as *Leporinus friderici* which derived an important part of its energy from pelagic pathways due to its ability to consume these filter-feedings. In conclusion, it was possible to demonstrate strong evidence of the role played by invasive prey as an important part of diet and carbon supply for fish biomass of the analyzed system. These findings may help to understand fundamental ecological issues as they bring to light the extent to which these new species combinations alter the original energy dynamics and create ecosystems with altered properties.

Key words: Invasive species. Predation. Food-web interactions. Stable isotopes.

1 INTRODUÇÃO

O entendimento a respeito dos impactos causados pelas introduções de espécies não-nativas tem sido foco de estudos ecológicos ao redor do planeta desde o final do século 19 (GOEZE, 1882) até os dias atuais (DAVID et al., 2017). Em particular nos ambientes aquáticos, ao longo desses anos vem sendo acumulada uma extensa literatura contendo informações que apontam diversos impactos negativos decorrentes das introduções, principalmente aqueles relacionados à predação de espécies nativas por predadores invasores (MOYLE; LIGHT, 1996; BRYAN; ROBINSON; SWEETSER, 2002; BEISNER; IVES; CARPENTER, 2003; PELICICE; AGOSTINHO, 2009; PORTER-WHITAKER et al., 2012; GREEN et al., 2012; SHARPE et al., 2017). No entanto, o papel das espécies não nativas que atuam como presas para predadores nativos têm sido raramente documentado (*e.g.* LOCKE et al., 2014). Além disso, salvo algumas exceções (MAGOULICK; LEWIS, 2002), a maioria dos estudos que abordaram espécies não nativas como presas, a fez focando somente nas limitações do sucesso de invasão decorrente da ação de predadores nativos (THORP; DELONG; CASPER, 1998; BARTSCH; BARTSCH; GUTREUTER, 2005; SYLVESTER; BOLTOVSKOY; CATALDO, 2007). Todavia, uma análise unilateral da interação predador-presa, particularmente o lado da presa, pode negligenciar as respostas recíprocas de seus predadores, que podem ser igualmente importantes (CARLSSON; SARNELLE; STRAYER, 2009). Compreender a maneira pela qual as presas não nativas afetam seus predadores é, portanto, fundamental não apenas para determinar o sucesso da invasão e as novas interações tróficas, mas também para identificar suas implicações nos impactos em nível de ecossistema (PINTOR; BYERS, 2015).

Como os mecanismos pelos quais as redes tróficas podem ser perturbadas por presas não nativas são extremamente complexos (BULTÉ et al., 2012; LOCKE et al., 2014), novos métodos de análise são necessários para identificar e quantificar os efeitos ecológicos potenciais destes organismos. Embora integrada recentemente aos estudos de biologia de invasão, as análises de isótopos estáveis tem sido particularmente úteis para determinar os impactos da introdução de espécies (CUCHEROUSSET et al., 2007; JACKSON et al., 2012; FANELLI et al., 2015), sendo considerado um método de análise mais eficaz e de menor custo, quando comparado aos métodos tradicionais (VANDER ZANDEN; CASSELMAN; RASMUSSEN, 1999). Isótopos de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) e carbono ($\delta^{13}\text{C}$) têm sido usados para caracterizar os efeitos de espécies não nativas sobre diversos aspectos de comunidades

naturais, tais como estrutura, ecologia trófica, partição de recursos e fluxo de energia (BOOTSMA et al., 1996; MAGUIRE; GREY, 2006; NILSSON et al., 2012; OZERSKY; EVANS; BARTON, 2012). Além disso, em ambientes aquáticos temperados, as análises isotópicas tem sido utilizadas para determinar a contribuição energética de presas não nativas para predadores nativos (INGER et al., 2010), assim como mudanças nas fontes de produção (LOCKE et al., 2014) e posição trófica dos mesmos (WOOD et al., 2017). Entretanto, embora o estabelecimento de espécies não nativas tais como *Limnoperna fortunei* e *Macrobrachium amazonicum*, assim como suas participações como presas em redes tróficas aquáticas sul americanas, seja bastante documentado (ALMEIDA; HAHN; VAZZOLER, 1997; PENCHASZADEH et al., 2000; CANTANHÊDE et al., 2008; GARCÍA; MONTALTO, 2009; MANSUR et al., 2012; ISAAC et al., 2014; CATALDO, 2015), a identificação e quantificação de seus efeitos por meio de análises isotópicas são raras ou escassas. Finalmente, por ser uma ferramenta eficaz na detecção e quantificação de diversos aspectos das invasões, as análises isotópicas apresentam uma abordagem promissora para mensurar os efeitos ecológicos das presas não nativas sobre seus novos predadores.

Estudos em reservatórios brasileiros têm demonstrado o consumo de presas não nativas por peixes nativos sendo estas, em alguns casos, as principais presas ingeridas por algumas espécies (GARCÍA; PROTOGINO, 2005; CANTANHÊDE et al., 2008; OLIVEIRA et al., 2010; ISAAC et al., 2014; ROSA et al., 2015). Os reservatórios criados pelo barramento de rios são um dos exemplos mais claros de ecossistemas em desenvolvimento, ou seja, ecossistemas que apresentam novas condições bióticas (*e.g.* substituição e/ou invasão de espécies) e abióticas (*e.g.* mudança de um ecossistema lótico para um lêntico) que anteriormente à interferência antrópica não ocorriam (HOBBS et al., 2006). As novas condições bióticas encontradas nestes ambientes, particularmente naqueles onde a comunidade de presas potenciais é composta predominantemente por espécies não nativas (CALLISTO et al., 2014; ROSA et al. 2015), fornecem um experimento único não planejado para entender como estas presas afetam a comunidade de predadores. Neste contexto, por meio de análises convencionais de dieta combinadas a análises de isótopos estáveis, o presente estudo objetivou quantificar a importância de presas não nativas para a comunidade de peixes do reservatório de Volta Grande, bacia do alto rio Paraná, estados de Minas Gerais e São Paulo. Para tal, as principais questões ecológicas desenvolvidas foram: (i) Qual a composição e estrutura da comunidade de peixes deste reservatório? (ii) As espécies de peixes consomem presas não nativas extensivamente? (iii) Presas não nativas são as principais fontes

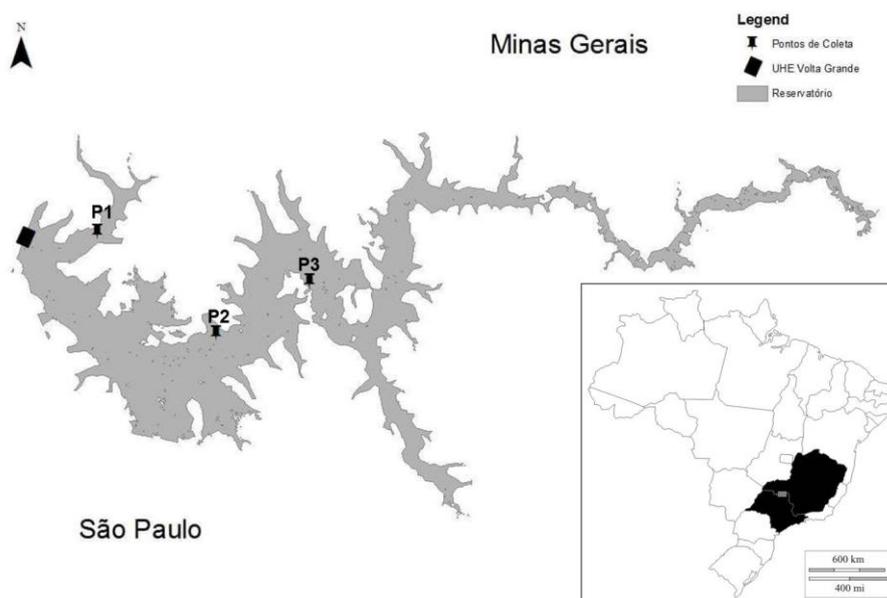
de energia que sustentam a biomassa de peixes? Com base nestas questões, a seguinte hipótese foi testada: A comunidade aquática do reservatório de Volta Grande é dominada atualmente por espécies não-nativas não nativas, as quais representam a maior parte da biomassa de peixes, bem como de suas presas.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

A Usina Hidrelétrica (UHE) Volta Grande localiza-se entre os municípios de Conceição das Alagoas, MG e Miguelópolis, SP (20° 01' S e 48° 15' W). Implantada no rio Grande, bacia do alto rio Paraná, em 1974, a UHE Volta Grande (potência de geração = 380 MW) possui um reservatório com volume útil de 268 milhões de m³ sendo um dos 12 empreendimentos hidrelétricos construídos em cascata no rio Grande (CEMIG, 2013). Nessa região, o clima é temperado úmido com inverno seco e verão quente (Cwa - [Köppen](#)), com temperatura média anual entre 22 e 24°C, estação seca bem definida (maio-outubro) e precipitação média anual de 1.550 mm (CPTEC/INPE, 2016). As amostragens foram conduzidas em três pontos de coletas equidistantes distribuídos ao longo do reservatório, sendo um ponto localizado próximo à barragem, um distante desta e um intermediário (Figura 1).

Figura 1 - Mapa do reservatório da UHE Volta Grande, bacia do alto rio Paraná, evidenciando os três pontos de coleta (P1; P2; P3) de peixes e presas não nativas e nativas potenciais.



Fonte: Do autor (2018).

2.2 Amostragem em campo e processamento das amostras

Os peixes foram coletados trimestralmente entre Outubro/2015 e Julho/2016 com o auxílio de um conjunto de onze redes de espera (10 x 2 m), com diferentes tamanhos de malhas (2.5 a 16 cm entre nós opostos), as quais foram armadas sempre no final da tarde e recolhidas no início da manhã, permanecendo dispostas na margem do lago por cerca de 14 horas. Os peixes capturados foram identificados, medidos quanto ao comprimento padrão (CP, cm), pesados com balança de precisão (0.1g) e submetidos à dissecação para retirada do estômago e intestino, os quais foram imediatamente fixados em solução de formalina 10%. Posteriormente, os conteúdos gastrointestinais totais foram analisados e identificados sobre microscópio estereoscópio, sendo as presas não nativas identificadas em nível de espécie e demais itens em nível de grandes grupos.

Paralelamente às coletas de peixes e, nos mesmos locais, potenciais espécies de presas não nativas (*Limnoperna fortunei*, *Corbicula fluminea*, *Melanoides tuberculata* e *Macrobrachium amazonicum*) e nativas (*Pomacea canaliculata* e *Aylacostoma tenuilabris*) foram coletadas manualmente, com o auxílio de draga de fundo tipo Petersen e peneiras semi-circulares. Os espécimes capturados foram imediatamente identificados, separados por espécie e congelados.

No campo, um filé de músculo branco dorsal fresco de 1 a 5 indivíduos de cada espécie de peixe, com tamanhos similares, foi coletado para análises de isótopos estáveis (AIS). Este tecido geralmente possui menor teor de lipídeos e carbonatos inorgânicos, além de produzir menor variabilidade nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ (PINNEGAR; POLUNIN, 1999). Todas as amostras foram armazenadas em gelo e transportadas para laboratório onde foram congeladas. Com relação às presas não nativas coletadas, em laboratório, amostras de tecido muscular de 5 exemplares de cada espécie e cada ponto foram coletadas e processadas para os mesmos fins das amostras de peixes. Em seguida, todas as amostras de tecido muscular foram liofilizadas durante 48 horas, maceradas até um pó fino e homogêneo com auxílio de um almofariz e pilão e armazenados em tubos de Eppendorf.

2.3 Análises de isótopos estáveis

Análises isotópicas para $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, %C, %N e C/N foram conduzidas pelo Laboratório de Ecologia Isotópica do Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA) da Universidade de São Paulo (USP), Campus Piracicaba-SP. Para determinação da razão

isotópica, as amostras foram analisadas em modo de fluxo contínuo utilizando um espectrômetro de massa Delta Plus Thermo Scientific, interligado a um analisador elementar Carlo Erba (CHN 1110). Os dados foram normalizados usando quatro padrões de referência de isótopos internacionalmente aceitos (Normas da Agência Internacional de Energia Atômica CH6, CH7, N1 e N2). Os dados de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ foram expressos em relação ao material de referência padrão: Vienna Pee Dee Belemnite para o carbono e N atmosférico para nitrogênio, calculados por meio da seguinte fórmula: $\delta X = [(R_{\text{amostra}}/R_{\text{padrão}}) - 1] \times 10^3$. Onde, X = ^{13}C ou ^{15}N ; R = razões isotópicas de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ou $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ (BARRIE; PROSSER, 1996).

2.4 Análise dos dados

A abundância e biomassa dos peixes capturados foram estimadas por meio da captura por unidade de esforço (CPUE) expressa na seguinte equação:

$$\text{CPUE} = (\text{C}/\text{E}) * 100$$

Onde: C = número de indivíduos ou peso totais capturados e E = esforço de pesca empregado (área das redes de emalhar x tempo de pesca x número de coletas). O índice foi calculado com relação ao número de indivíduos (indivíduos/150m²) e biomassa (Kg/150m²).

A frequência de ocorrência (F) e a proporção em peso (%P) dos itens alimentares encontrados nos estômagos foram utilizadas para descrever a dieta das espécies (HYSLOP, 1980). Estes valores foram combinados para identificar os principais itens alimentares por meio do Índice de Importância Alimentar (IA) proposto por Kawakami e Vazzoler (1980):

$$\text{IA}_i = (\text{F}_i \times \%P_i) / \text{F}_i \times \%P_i$$

Onde: IA_i = Índice alimentar do item i; F_i = Frequência de ocorrência do item i; %P_i = Peso relativo do item i. Adicionalmente, com o intuito de estimar a contribuição de cada categoria alimentar para a biomassa total de peixes capturados, os valores de CPUE (Kg/150m²) foram multiplicados aos valores do IA_i de acordo com a seguinte equação:

$$\sum \text{CPUE}_i \times \text{IA}_i$$

Onde: CPUE_i = CPUE em biomassa da espécie i; IA_i = Índice alimentar do item i.

Para avaliar a distribuição dos valores isotópicos das 19 espécies de peixes capturadas no reservatório em relação às suas presas potenciais foi elaborado gráfico bi-plot, sendo que a composição de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ das presas e dos peixes foi submetida a uma correção de fracionamento (POST, 2002). Para 13 espécies que apresentaram macroinvertebrados ou peixes na dieta, foi ainda estimada através do modelo Bayesiano para isótopos estáveis MixSIAR no pacote R (STOCK; SEMMENS, 2016), a contribuição isotópica proporcional de

peixes, presas não nativas (*Limnoperna fortunei*, *Corbicula fluminea*, *Melanoides tuberculata* e *Macrobrachium amazonicum*) e nativas (*Pomacea canaliculata* e *Aylacostoma tenuilabris*). Posteriormente foi plotada, para cada espécie de peixe, a contribuição estimada para as quatro presas não nativas potenciais. Este e outros modelos mistos utilizam inferências Bayesianas para ajudar a resolver modelos mistos lineares, os quais podem determinar a composição da dieta de consumidores com base em suas assinaturas isotópicas e a de suas fontes (PARNELL et al., 2010).

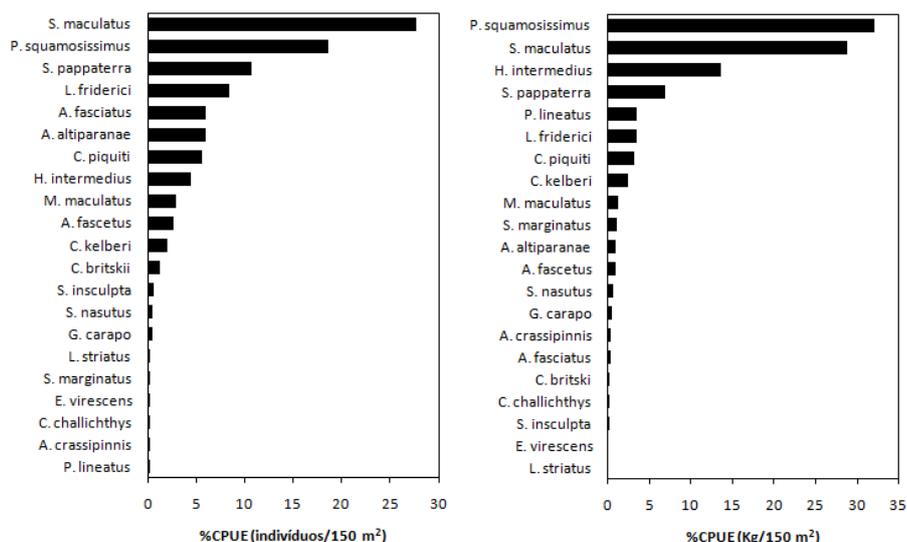
3 RESULTADOS

Um total de 21 espécies de peixes pertencentes a 11 famílias, de quatro ordens, foi capturado no reservatório de Volta Grande. As ordens de maior representatividade do total em peso foram Characiformes e Perciformes, com 53.4% e 46%, respectivamente. As famílias mais diversificadas, em número de espécies, foram Cichlidae (seis espécies); Serrasalminidae e Anostomidae (três espécies); Characidae (duas espécies). As espécies mais abundantes foram, respectivamente, *Plagioscion squamosissimus*, *Serrasalmus maculatus*, *Hoplias intermedius* e *Satanoperca pappaterra*, sendo responsáveis por 81.3% do total capturado em peso (Figura 2). Com relação à abundância numérica, em ordem de importância, as principais espécies foram *S. maculatus*, *P. squamosissimus*, *S. pappaterra*, *Leporinus friderici* e *Astyanax fasciatus*, as quais contribuíram com 71.5% do número total de peixes capturados (Figura 2). Seis espécies de peixes não-nativas foram capturadas (*Astronotus crassipinnis*, *Cichla kelberi*, *C. piquiti*, *Metynnis lippincottianus*, *P. squamosissimus* e *S. marginatus*), sendo responsáveis por 39% e 30% do total capturado em peso e número, respectivamente.

Um total de 326 peixes foi submetido à análise de conteúdo estomacal e intestinal. Destes, 248 peixes (76%) compreendendo 16 espécies continham itens alimentares em seus tratos digestórios (Tabela 1). Os itens alimentares encontrados foram agrupados em oito categorias, sendo três compostas por presas não-nativas (*L. fortunei*, *M. tuberculata* e *M. amazonicum*) e as demais por peixes (escamas, fragmentos musculares, nadadeiras, peixes inteiros e em elevado grau de digestão), outros invertebrados (moluscos, insetos aquáticos e terrestres, crustáceos, anelídeos e nematoda), perifíton, vegetais (macrófitas, gramínea, algas filamentosas e gelatinosas, frutos e sementes) e detritos/sedimento. Presas não-nativas foram observadas nos tratos digestórios de 11 (68,7%) espécies, sendo *M. amazonicum* a mais consumida (11 espécies), seguida por *L. fortunei* (seis espécies) e *M. tuberculata* (três

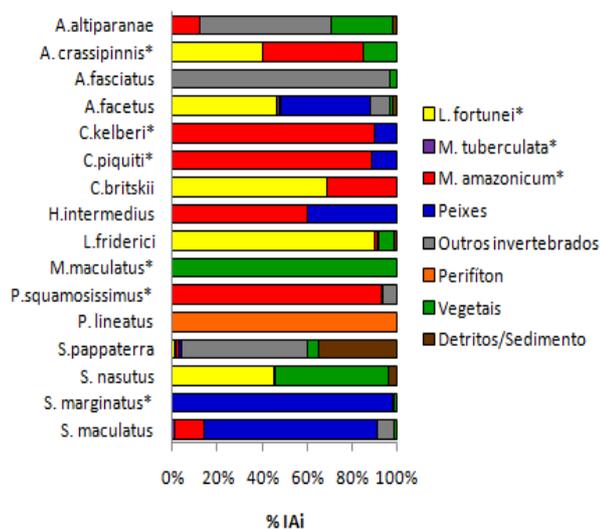
espécies). Nenhum exemplar de *C. fluminea* foi identificado nos estômagos. No entanto, de acordo com o índice alimentar, presas não nativas foram consumidas de maneira substancial por oito espécies, sendo *M. amazonicum* a principal presa ingerida por *P. squamosissimus*, *C. kelberi*, *C. piquiti*, *H. intermedius* e *A. crassipinnis*, ao passo que *L. fortunei* foi o principal item consumido por *L. friderici*, *A. fascetus* e *C. britiskii* (Figura 3).

Figura 2 - Porcentagem de Captura por Unidade de Esforço (CPUE) em número de indivíduos (esquerda) e biomassa (direita) de 21 espécies de peixes, coletadas trimestralmente entre Outubro/2015 e Julho/2016, no reservatório de Volta Grande.



Fonte: Do autor (2018)

Figura 3 - Índice de Importância Alimentar (IAi) dos itens mais representativos em 248 estômagos de 16 espécies de peixes capturadas trimestralmente entre Outubro/2015 e Julho/2016, no reservatório de Volta Grande. * Espécies não nativas.



Fonte: Do autor (2018)

Tabela 1 - Frequência de ocorrência (F), porcentagem de peso (%P) e índice de importância alimentar (IAi) dos itens mais representativos em 248 estômagos de 16 espécies de peixes capturadas trimestralmente entre Outubro/2015 e Julho/2016, no reservatório de Volta Grande.

Espécies	CP (cm)	P	Itens alimentares							
			Lf	Mt	Ma	1	2	3	4	5
<i>Serrasalmus</i> n = 69 ev = 6	7-26.9	F %P IAi	- -<0.01 -<0.01	0.04 -<0.01 -<0.01	0.38 0.09 0.13	1.19 0.72 0.78	0.85 0.19 0.08	- -<0.01 -<0.01	0.40 0.01 0.01	- -<0.01 -<0.01
<i>Plagioscion</i> n = 47 ev = 3	7.9- 44.7	F %P IAi	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	0.83 0.81 0.93	0.19 0.07 0.01	0.51 0.12 0.06	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01
<i>Satanoperca</i> n = 29 ev = 7	7.3- 20.6	F %P IAi	0.07 -<0.01 -<0.01	0.07 -<0.01 -<0.01	0.03 -<0.01 -<0.01	0.14 0.03 -<0.01	2.35 0.56 0.58	- -<0.01 -<0.01	0.38 0.08 0.05	0.51 0.34 0.36
<i>Leporinus friderici</i> n = 20 ev = 6	7.6- 20.5	F %P IAi	0.21 0.85 0.90	- -<0.01 -<0.01	0.07 0.03 0.01	- -<0.01 -<0.01	0.50 0.02 0.01	- -<0.01 -<0.01	0.40 0.10 0.07	0.07 0.02 0.01
<i>Astyanax</i> n = 15 ev = 2	5.2- 11.2	F %P IAi	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	0.13 0.15 0.12	- -<0.01 -<0.01	0.87 0.48 0.59	- -<0.01 -<0.01	0.54 0.33 0.27	0.07 0.04 0.02
<i>Cichla piquiti</i> n = 16 ev = 5	8-20.8	F %P IAi	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	0.56 0.75 0.89	0.37 0.25 0.11	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01
<i>Australoheros</i> n = 14 ev = 1	7.8- 12.7	F %P IAi	0.29 0.43 0.46	0.14 0.02 0.01	0.07 0.05 0.01	0.50 0.21 0.39	0.50 0.18 0.09	- -<0.01 -<0.01	0.14 0.02 0.01	0.07 0.09 0.02
<i>Cichla kelberi</i> n = 10 ev = 5	8-26.1	F %P IAi	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	0.50 0.64 0.90	0.20 0.35 0.10	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01
<i>Hoplias intermedius</i> n = 8 ev = 2	19.8- 41.5	F %P IAi	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	0.75 0.20 0.60	0.12 0.80 0.40	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01
<i>Metynnis</i> n = 8 ev = 1	3.4- 13.5	F %P IAi	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	1.13 1.0 1.0	- -<0.01 -<0.01
<i>Astyanax fasciatus</i> n = 3 ev = 0	6.5- 8.1	F %P IAi	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	0.67 0.94 0.97	- -<0.01 -<0.01	0.33 0.06 0.03	- -<0.01 -<0.01
<i>Crenicichla britskii</i> n = 3 ev = 1	10.9- 11.8	F %P IAi	0.33 0.69 0.69	- -<0.01 -<0.01	0.33 0.31 0.31	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01
<i>Schizodon nasutus</i> n = 3 ev = 1	16.7- 28.2	F %P IAi	0.67 0.44 0.45	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	0.33 -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	0.67 0.48 0.50	0.33 0.08 0.04
<i>Prochilodus</i> n=1 ev = 0	41.8	F %P IAi	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	1.0 1.0 1.0	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01
<i>Astronotus</i> n=1 ev = 0	13.5	F %P IAi	1.0 0.40 0.40	- -<0.01 -<0.01	1.0 0.45 0.45	- -<0.01 -<0.01	1.0 0.01 0.01	- -<0.01 -<0.01	1.0 0.15 0.15	- -<0.01 -<0.01
<i>Serrasalmus</i> n=1 ev = 0	22.7	F %P IAi	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	- -<0.01 -<0.01	1.0 0.98 0.98	1.0 0.01 0.01	- -<0.01 -<0.01	1.0 0.01 0.01	- -<0.01 -<0.01

CP - Comprimento padrão; n - número de peixes analisados; ev - estômagos vazios; P - parâmetros; Lf - *Limnoperna fortunei*; Mt - *Melanoides tuberculata*; Ma - *Macrobrachium amazonicum*; 1 - peixes; 2 - outros invertebrados; 3 - perifíton; 4 - vegetais; 5 - detritos/sedimento.

Fonte: Do autor (2018)

A contribuição estimada de cada categoria alimentar para a biomassa total de peixes capturados sugere que 50% desta é sustentada por *M. amazonicum*, 31% por peixes, 9.7% por outros invertebrados, 4.2% por *L. fortunei*, 2.8% por vegetais, 2.7% detritos/sedimento, 0.05% por perifíton e 0.05% por *M. tuberculata* (Figura 4).

Figura 4 - Estimativa da contribuição dos itens alimentares para a biomassa de 16 espécies de peixes (baseada na CPUE e IAi) capturadas trimestralmente entre Outubro/2015 e Julho/2016, no reservatório de Volta Grande.



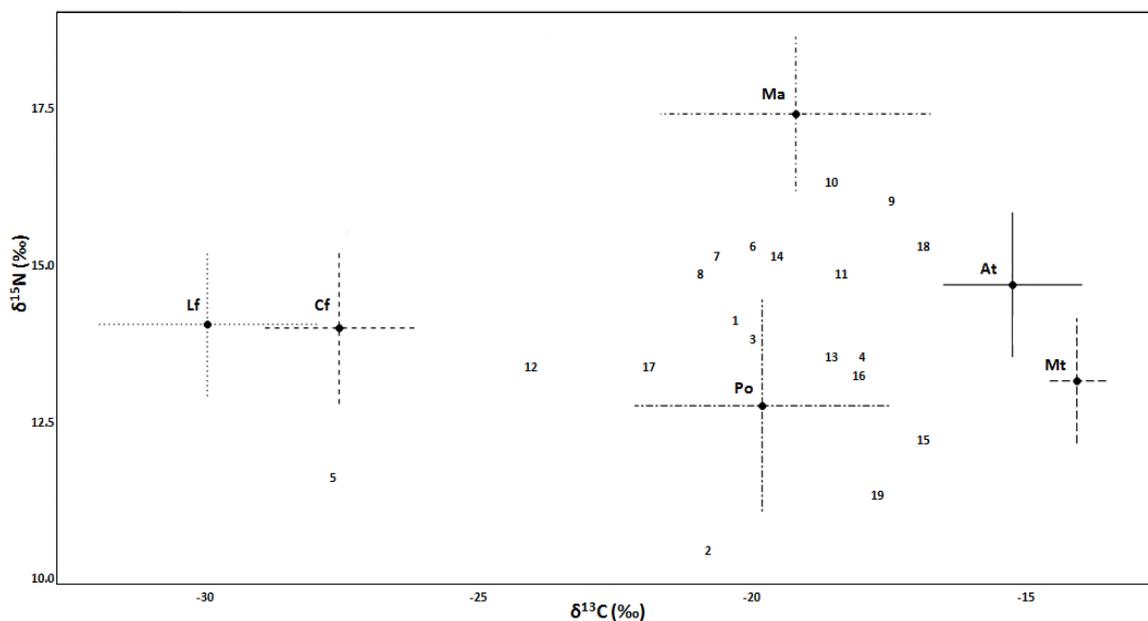
Fonte: Do autor (2018)

A ictiofauna do reservatório de Volta Grande foi caracterizada isotopicamente a partir de uma amostragem de 68 exemplares de 19 espécies (Figura 5). As maiores variações isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ foram verificadas para as espécies *A. fasciatus* (-14.73 a -26.24‰) e *C. kelberi* (-16.66 a -23.79‰), ao passo que as menores foram identificadas para *S. maculatus* (-15.81 a -17.99‰) e *S. pappaterra* (-16.06 a -19.97‰). *Leporinus friderici* apresentou o valor médio de $\delta^{13}\text{C}$ mais deplecionado (-24.07±1.48‰), ao passo que *S. maculatus* apresentou o mais enriquecido (-16.93±0.77‰). Com relação aos valores de $\delta^{15}\text{N}$, maiores variações foram encontradas para *A. altiparanae* (8.29 a 12.51‰) e *M. lippincottianus* (12.33 a 15.18‰), enquanto as menores foram encontradas para *S. maculatus* (14.91 a 15.67‰) e *H. intermedius* (14.44 a 15.26‰). O maior valor médio do nitrogênio isotópico foi detectado para *C. kelberi* (15.31±0.42‰), enquanto o menor foi encontrado para *A. altiparanae* (10.40±1.49‰).

Com relação às espécies de presas potenciais, um total de 73 exemplares de seis espécies foi caracterizado isotopicamente (Figura 5). Dentre estas, as maiores variações de $\delta^{13}\text{C}$ foram verificadas para as espécies *P. canaliculata* (-17.30 a -25.62‰) e *M. amazonicum* (-17.15 a -24.54‰), enquanto as menores foram detectadas para *M. tuberculata* (-14.45 a -

15.69‰) e *C. fluminea* (-27.39 a -30.66‰). *Limnoperna fortunei* apresentou o valor médio de $\delta^{13}\text{C}$ mais deplecionado (-31.05±1.99‰), enquanto o menos deplecionado foi observado para *M. tuberculata* (-15.20±0.53‰). Com relação aos valores de $\delta^{15}\text{N}$, as maiores variações foram encontradas para *P. canaliculata* (6.35 a 11.17‰) e *M. amazonicum* (12.88 a 15.16‰), ao passo que as menores foram identificadas para *M. tuberculata* (9.64 a 9.92‰) e *L. fortunei* (9.75 a 11.44‰). Os maiores valores médios do nitrogênio isotópico foram detectados para *M. amazonicum* (14.02±0.75‰) e *A. tenuilabris* (11.30±0.60‰), enquanto os menores para *P. canaliculata* (9.39±1.37‰) e *M. tuberculata* (9.79±0.11‰).

Figura 5 - Valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ de 19 espécies de peixes e seis presas potenciais do reservatório de Volta Grande. 1 - *A. crassipinnis**; 2 - *A. altiparanae*; 3 - *A. fasciatus*; 4 - *A. fascetus*; 5 - *C. challichthys**; 6 - *C. kelberi*; 7 - *C. piquiti*; 8 - *C. britskii*; 9 - *E. virescens**; 10 - *G. carapo**; 11 - *H. intermedius*; 12 - *L. friderici*; 13 - *M. lippincottianus*; 14 - *P. squamosissimus*; 15 - *P. lineatus**; 16 - *S. pappaterra*; 17 - *S. nasutus*; 18 - *S. maculatus*; 19 - *S. marginatus**; Lf - *L. fortunei*; Cf - *C. fluminea*; Ma - *M. amazonicum*; Po - *P. canaliculata*; At - *A. tenuilabris*; Mt - *M. tuberculata*. * Resultado referente à amostra de um único indivíduo.

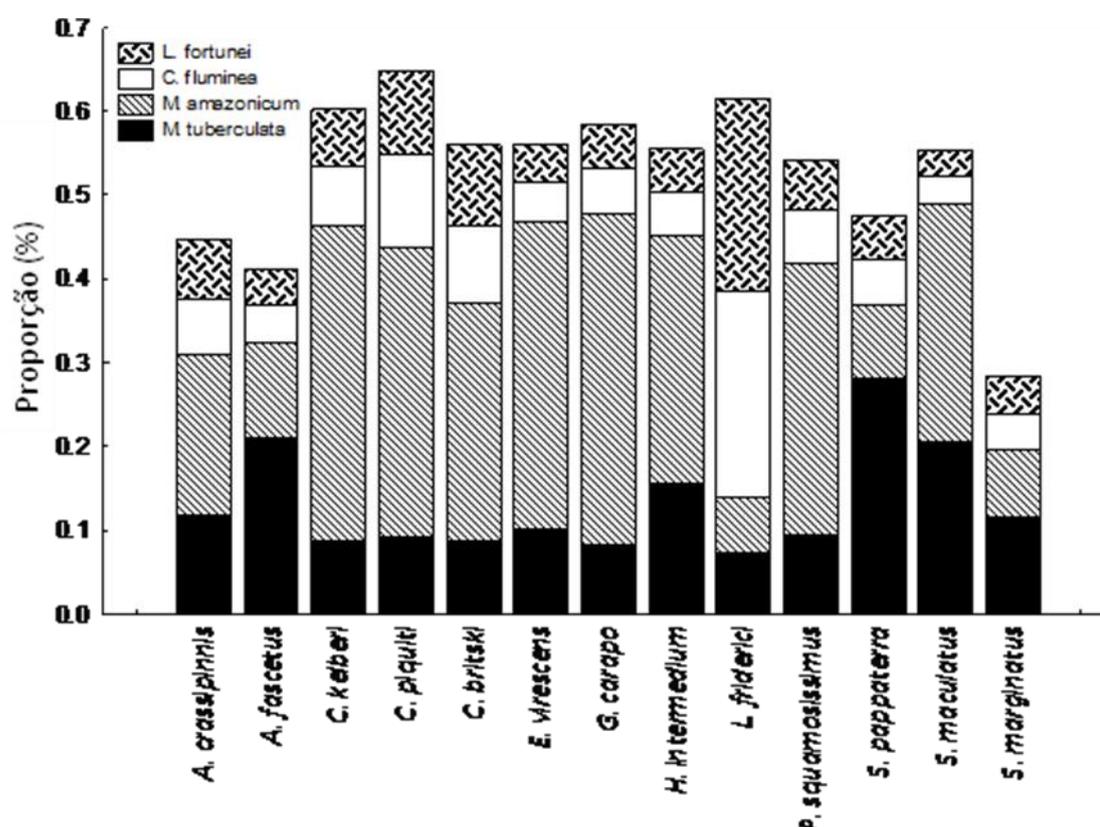


Fonte: Do autor (2018)

Os resultados demonstraram claramente que, para a maioria das espécies de peixes analisadas, mais de 50% de suas fontes alimentares são oriundas de presas não-nativas e todas elas são assimiladas pela ictiofauna, mas em diferentes proporções (Figura 6). Dentre estas presas, *M. amazonicum* se destacou como a mais importante para peixes não-nativos como os predadores *C. kelberi* (38%), *C. piquiti* (34%), *P. squamosissimus* (33%) e o onívoro *A.*

crassipinnis (19%), bem como para peixes nativos como os predadores *H. intermedius* (30%), *S. maculatus* (28%) e os onívoros *Gymnotus. carapo* (39%), *Eigenmannia virescens* (37%) e *C. britskii* (28%). Os bivalves invasores *C. fluminea* e *L. fortunei* foram as principais presas assimiladas por *L. friderici*, sendo responsáveis por 48% de suas fontes alimentares (25% e 23%, respectivamente). Com relação ao caramujo invasor *M. tuberculata*, este foi a principal fonte alimentar de *S. pappaterra* (28%) e *Australoheros fascetus* (21%).

Figura 6 - Resultados das análises de isótopos estáveis realizadas no R (SIAR). Média da proporção das quatro presas não nativas utilizadas por 13 espécies de peixes capturadas no reservatório de Volta Grande.



Fonte: Do autor (2018)

4 DISCUSSÃO

Os resultados obtidos pelo presente estudo apontaram para uma estruturação trófica do reservatório de Volta Grande onde não só a comunidade de peixes, mas também as suas presas apresentam forte componente de espécies não-nativas. As novas combinações de espécies observadas mostraram potencial de alteração, em nível de comunidade, evidenciadas pelas taxas elevadas de transferência de energia bentônica para os diferentes níveis tróficos,

sugerindo se tratar de um sistema em desenvolvimento seguindo o processo de “bentificação” (*sensu* MAYER et al., 2014).

A abundância e biomassa estimadas com base nas capturas de peixes no reservatório de Volta Grande sugerem uma comunidade composta por um número reduzido de espécies, na qual aquelas de hábitos sedentários e não-nativas são predominantes. Tal estruturação de comunidade é comum em reservatórios e está relacionada às suas características limnológicas, as quais proporcionam a substituição de uma comunidade diversa, composta principalmente por peixes reofílicos, por um grupo de espécies sedentárias (POFF et al., 2007; AGOSTINHO et al., 2016). Em comparação com a riqueza de espécies estimada por trabalhos anteriores, no sistema analisado, os números do presente estudo foram inferiores aos de 47 (ELETROBRÁS, 1995) e 37 (BRAGA; GOMIERO, 1997) espécies observadas nos anos 80 e 90, respectivamente, assim como os de 26 (BRAGA, 2001) e 30 (BECKER et al., 2016) espécies registrados mais recentemente no século 21. Embora as variações entre as estimativas de riqueza apresentadas possam ser influenciadas pela aplicação de diferentes métodos de amostragem, a grande diferença entre a primeira estimativa (~ 10 anos após o barramento; ELETROBRÁS, 1995) e este estudo, dentre outros fatores (*i.e.* ausência de vegetação ciliar e influências antrópicas no entorno do reservatório como esgotos, atividades de agricultura e pecuária) pode estar relacionada também à idade do reservatório analisado e, em especial, às introduções de espécies na região. A introdução de espécies, particularmente de predadores não-nativos na região como *P. squamosissimus* (TORLONI et al., 1993), pode ter contribuído com a exclusão de espécies nativas, no tocante àquelas desprovidas de pré-adaptações aos seus comportamentos predatórios (MOYLE; LIGHT, 1996; PELICICE; AGOSTINHO, 2009), desempenhando um papel determinante na estruturação da comunidade. Em um sistema semelhante, Petesse e Petrere Jr. (2012) relataram que os reservatórios mais antigos tendem a apresentar menores riquezas de espécies, uma vez que estão expostos a processos de sedimentação e estabelecimento de espécies introduzidas por longos períodos. Dessa maneira, considerando a idade avançada do reservatório analisado (43 anos), bem como o intervalo de mais de 30 anos entre a primeira amostragem de peixes (ELETROBRÁS, 1995) e este estudo, os fatores apresentados acima, em especial os longos períodos de introdução de espécies, possivelmente refletiram na composição estimada de espécies.

Com relação à dieta das espécies, estimada por meio das análises de conteúdo estomacal, observou-se um espectro alimentar pouco diversificado e com presença marcante

de presas não-nativas. Dentre estas, os valores elevados do IAI observados para *M. amazonicum* e *L. fortunei*, sugerem que estas foram consistentemente ingeridas por algumas espécies de peixes, incluindo espécies abundantes, nativas e não-nativas. Este resultado evidenciou o grau de flexibilidade alimentar de alguns peixes, os quais foram aptos a exploração de recursos não-naturais. Resultados semelhantes foram observados em outros reservatórios da bacia do alto Paraná como em Itaipú (OLIVEIRA et al., 2010) e Ilha Solteira (ROSA et al., 2015). Ainda, assim como no presente estudo, em Ilha Solteira o bivalve não-nativo *L. fortunei* foi a principal presa ingerida por *L. friderici*. Bivalves não-nativos como *Dreissena polymorpha* e *Corbicula fluminea* também foram extensivamente explorados em reservatórios temperados na América do Norte, por peixes onívoros nativos, tais como *Aplodinotus grunniens* e *Lepomis microlophus* que possuem dentes faríngeos adaptados para fragmentar conchas de moluscos (ROBINSON; WELLBORN, 1988; MAGOULICK; LEWIS, 2002; BARTSCH; BARTSCH; GUTREUTER, 2005). De maneira semelhante na América do Sul, as espécies de *Leporinus* e *Megaleporinus*, peixes onívoros que possuem dentes faríngeos e pré-maxilares (OCCHI; OLIVEIROS, 1974), estão alterando suas dietas baseadas em insetos, plantas e detritos para uma dominada pelo bivalve invasor *L. fortunei* (PENCHASZADEH et al., 2000; GARCÍA; PROTOGINO, 2005; OLIVEIRA et al., 2010; ISAAC et al., 2014; CATALDO, 2015, presente estudo). Em relação ao camarão não-nativo *M. amazonicum*, observou-se no presente estudo que peixes carnívoros com tendência a piscivoria, tais como *P. squamosissimus*, *H. intermedius* e *Cichla* spp., foram seus principais consumidores, conforme também verificado no reservatório de Ilha Solteira (ROSA et al., 2015). Contudo, além da capacidade de consumo destes peixes, as taxas elevadas de ingestão de *L. fortunei* e *M. amazonicum* também podem estar associadas com a abundância relativa desses organismos no sistema analisado. É bem documentado na literatura, que espécies não nativas podem ser mais bem sucedidas em ambientes com funções bióticas e abióticas alteradas (LEVINE; D' ANTONIO, 1999; MENKE; HOLWAY, 2006; CROOKS; CHANG; RUIZ, 2011), tais como os reservatórios (HAVEL; LEE; VANDER ZANDEN, 2005), onde podem atingir densidades extremamente altas (BOLTOVSKOY et al., 2006). Dessa maneira, as densidades elevadas de *L. fortunei* e *M. amazonicum* em reservatórios no alto rio Paraná (BIALETZKI et al., 1997; TAKEDA et al., 2003; SILVA, 2010; CALLISTO et al., 2014) podem representar um novo recurso alimentar abundante para os peixes capazes de consumi-los (ALMEIDA; HAHN; VAZZOLER, 1997; CANTANHÊDE et al., 2008; GARCÍA; MONTALTO, 2009), conforme observado no presente estudo.

Os resultados das análises isotópicas demonstraram, pela primeira vez, as taxas de assimilação dos bivalves invasores *L. fortunei* e *C. fluminea* por predadores como o piau-três-pintas *L. friderici*, sugerindo a importância de presas filtradoras em sua dieta. Espécies de bivalves e gastrópodes, tais como as analisadas neste estudo, são integradores confiáveis dos valores basais das vias energéticas pelágicas e bentônicas, respectivamente (POST, 2002; LOCKE et al., 2014). Estudos têm demonstrado através de análises isotópicas a importância de vias energéticas bentônicas na manutenção de peixes reconhecidamente pelágicos (VANDER ZANDEN; VADEBONCOEUR, 2002; KARLSSON; BYSTROM, 2005). Em contraste, as evidências apresentadas aqui demonstram o oposto, uma vez que *L. friderici*, isotopicamente conhecido por integrar redes tróficas litorâneas (MANETTA; BENEDITO-CECILIO; MARTINELLI, 2003), derivou parte importante de sua energia de vias pelágicas devido a sua habilidade em consumir *L. fortunei* e *C. fluminea*. Dessa maneira, estes bivalves invasores parecem conectar *L. friderici* à rede trófica pelágica, o que possivelmente não ocorria antes da introdução destes organismos. A conexão de predadores tipicamente bentônicos à rede trófica pelágica foi observada anteriormente, por meio de análise isotópica do cágado *Graptemys geographica* (BULTÉ; BLOUIN-DEMERS, 2008) e do peixe *Lepomis gibbosus* (LOCKE et al., 2014), devido à predação das mesmas sobre mexilhões zebra *Dreissena polymorpha*. Finalmente, a alteração nas vias energéticas de *L. friderici* sugere um forte impacto causado pela introdução de bivalves invasores (i.e. *C. fluminea* e *L. fortunei*) sobre a dinâmica energética do ecossistema analisado, similar ao sugerido para outras regiões (HIGGINS; VANDER ZANDEN, 2010; LOCKE et al., 2014).

Os modelos isotópicos mistos sugeriram que pelo menos metade do carbono utilizado pela maioria dos peixes analisados foi proveniente de presas bentônicas não-nativas. Este resultado sugere a ocorrência de um processo denominado bentificação (*sensu* MAYERS et al., 2014), uma vez que evidencia uma substancial transferência de energia das regiões bentônicas para as regiões pelágicas, promovida pelas taxas de assimilação elevadas de organismos bentônicos pelos peixes analisados. Tal processo é decorrente do estabelecimento de organismos engenheiros de ecossistema, tais como bivalves filtradores dreissenídeos, os quais promovem o clareamento da água e aporte de matéria orgânica no fundo do lago, aumentando a produção primária bentônica e o aumento no consumo de organismos bentônicos pelos peixes (MAYERS et al., 2014). *Limnoperna fortunei*, abundante no reservatório de Volta Grande, embora sua participação no processo de bentificação ainda seja pouco conhecida, as altas taxas de filtração e biodeposição observadas (SYLVESTER;

BOLTOVSKOY; CATALDO, 2007; PESTANA et al., 2009), sugerem um papel semelhante aquele desempenhado por dreissenídeos. Adicionalmente, a retenção de sedimento promovida pela cascata de reservatórios na qual o sistema analisado está inserido, bem como à ausência de grandes tributários afluentes deste, influenciam a transparência da água e, possivelmente, favorecem a exploração de recursos bentônicos por peixes visualmente orientados como os ciclídeos, bem como para o onívoro *L. friderici*. Resultados semelhantes foram verificados no Lago Oneida, EUA, onde o consumo de presas bentônicas por *Perca flavescens* aumentou após o estabelecimento de filtradores dreissenídeos (MAYER et al., 2000). O processo de bentificação também foi verificado para o reservatório Sítios Novos, no semi-árido brasileiro e foi atribuído ao aumento da influência de espécies não nativas bentônicas tais como o gastrópode *Melanoides tuberculata* (BEZERRA et al. 2018). Neste contexto, os resultados obtidos pelos modelos mistos utilizados aqui apontam fortes indícios de que o reservatório analisado está em processo de bentificação, fortemente influenciado pela dominância de espécies não-nativas, assim como as interações tróficas entre as mesmas.

As interações tróficas entre espécies não nativas evidenciadas (*i.e.* *Cichla* spp. e *P. squamosissimus* vs. *M. amazonicum*; *L. friderici* vs. *L. fortunei* e *C. fluminea*), sugere a ocorrência de uma interação facilitadora que é consistente com a hipótese de “fusão invasora” (HFI, SIMBERLOFF; VON HOLLE, 1999). A HFI sugere que interações entre espécies não nativas podem contribuir para acelerar o processo de substituição das comunidades nativas, as quais vão desde uma interação simples, onde uma espécie ajuda a outra (*e.g.* presente estudo), até interações mutualísticas (SIMBERLOFF, 2006). No reservatório analisado, os resultados mostraram que presas não nativas, em especial *M. amazonicum*, sustentam grande parte das necessidades de carbono de peixes não nativos, incluindo *P. squamosissimus*, espécie mais abundante no reservatório. Contudo, uma vez que esta hipótese não foi testada no presente estudo, os dados apresentados não suportam a ocorrência de fusão invasora, mas sugere fortes interações entre espécies não nativas, das quais *P. squamosissimus* e *Cichla* spp. parecem estar sendo beneficiados pelo camarão *M. amazonicum*.

Foi possível verificar que todas as presas foram assimiladas pelos peixes, mas em diferentes proporções. Contudo, é importante ressaltar, que estas estimativas de contribuição não são evidências de que espécies não-nativas não representem uma ameaça à biodiversidade e ao ecossistema. Notadamente, a introdução de espécies pode causar diversos efeitos negativos às espécies e ao ecossistema (VITOUSEK et al., 1996; MOYLE; LIGHT, 1996; ROEMER; DONLAN; COURCHAMP, 2002; STRAYER, 2010). Por outro lado, as

estimativas do presente estudo atentam para a possibilidade de presas não-nativas suplementarem a biomassa de peixes nativos e não-nativos no reservatório estudado. Resultados semelhantes foram observados na Europa, onde modelos isotópicos mistos revelaram a importância de peixes não-nativos como recurso trófico suplementar para grandes populações nativas da lampreia *Lampetra fluviatilis* (INGER et al., 2010). Com relação a outros grupos taxonômicos, Radanovic et al. (2017) demonstraram que a contribuição isotópica de plantas não-nativas foi superior à de fontes naturais para espécies de girinos. No entanto, de acordo com os autores, esta contribuição pode não ter ocorrido somente devido ao seu consumo, mas devido à predação de girinos sobre os consumidores de tais plantas. De maneira semelhante, *Serrasalmus* spp., por exemplo, são espécies onívoras com tendência a piscivoria capazes de arrancar pedaços de presas consideravelmente maiores (AGOSTINHO et al., 1997) e podem se alimentar daqueles peixes consumidores de presas não-nativas. Assim, no presente estudo, a contribuição isotópica das presas não-nativas pode não ter ocorrido somente devido ao seu consumo direto, mas de maneira indireta. Portanto, quando consideradas como parte complementar da comunidade de presas, aquelas não-nativas podem afetar positivamente os predadores locais em relação ao efeito de presas nativas sozinhas (PINTOR; BYERS, 2015). Neste contexto, em novos ecossistemas como os reservatórios, onde a comunidade de presas nativas foi comprometida devido às novas condições impostas pelo barramento (*sensu* AGOSTINHO et al., 2016), presas não-nativas parecem minimizar estes efeitos complementando o espectro de presas disponíveis.

5 CONCLUSÃO

Em conclusão, com base nas amostragens do presente estudo, foi possível determinar que a ictiofauna do reservatório analisado é simplificada, sendo composta por espécies adaptadas às novas condições bióticas e abióticas deste sistema. As análises de dieta não diferiram substancialmente das análises isotópicas, no entanto, a segunda foi fundamental para revelar a participação importante de *M. tuberculata* e *C. fluminea*, as quais foram subestimadas pelos conteúdos estomacais. Com relação à *M. tuberculata*, presa mais importante para os ciclídeos *A. fascetus* e *S. pappaterra*, em termos de contribuição isotópica, o comportamento predatório exibido por estes peixes pode ter dificultado a detecção desta presa em seus estômagos. Embora não avaliado pelo presente estudo, de acordo com Myer (1989), espécies de ciclídeos são capazes de quebrar as conchas rígidas de *M. tuberculata* e

cuspir os fragmentos, ingerindo assim o tecido mole deste organismo, portanto, dificultando a identificação no conteúdo estomacal. Dessa maneira, as análises isotópicas representaram um papel fundamental na detecção desta interação trófica mostrando sua importância como ferramenta efetiva em estudos de invasão biológica. Adicionalmente, foi possível demonstrar fortes evidências do papel desempenhado pelas presas não-nativas como parte importante da dieta e fornecimento de carbono para biomassa de peixes do sistema analisado. Estes resultados podem ajudar a compreender questões ecológicas fundamentais (*sensu* SUTHERLAND et al., 2013), uma vez que trazem à luz a extensão pela qual essas novas combinações de espécies alteram a dinâmica energética original e criam ecossistemas com propriedades alteradas. Finalmente, apesar dos distúrbios sofridos pelo sistema analisado, foi possível encontrar espécies nativas capazes de se adaptar e persistir neste novo ecossistema. Assim, o conhecimento a respeito da entrada de energia no sistema e das interações entre os seus novos componentes pode contribuir para melhorar estratégias de manejo no sentido de adequá-las às suas novas condições ambientais.

REFERÊNCIAS

- AGOSTINHO, C.S.; AGOSTINHO, A.A.; MARQUES, E.E.; BINI, L.M. Abiotic factors influencing piranha attacks on netted fish in the upper Paraná River, Brazil. **North American Journal of Fisheries Management**. v. 17, p. 712-718, 1997.
- AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C.; SANTOS, N.C.L.; ORTEGA, J.C.G.; PELICICE, F.M. Fish assemblages in Neotropical reservoirs: Colonization patterns, impacts and management. **Fisheries Research**. v. 173, p. 26-36, 2016.
- ALMEIDA, V.L.L.; HAHN, N.S.; VAZZOLER, A.E.A.M. Feeding patterns in five predatory fishes of the high Parana River floodplain (PR, Brazil). **Ecology of Freshwater Fish**. v. 6, p. 123-133, 1997.
- BARRIE, A.; PROSSER, S.J. Automated analysis of light–element stable isotopes by isotope ratio mass spectrometry. In: T.W. BOUTTON; S. YAMSAHI (Eds.). **Mass spectrometry of soils**. Marcel Dekker, New York, p. 1-46, 1996.
- BARTSCH, M.R.; BARTSCH, L.A.; GUTREUTER, S. Strong effects of predation by fishes on an invasive macroinvertebrate in a large floodplain river. **Journal of North American Benthological Society**. v. 24, p. 168-177, 2005.
- BECKER, B.; GALHARDO, B.O.S.; MACEDO, D.R.; HUGHES, R.M.; CALLISTO, M.; SANTOS, G.B. Influence of limnological zones on the spatial distribution of fish assemblages in three Brazilian reservoir. **Journal of Limnology**. v. 75, n. 1, p. 156-168, 2016.
- BEISNER, B.E.; IVES, A.R.; CARPENTER, S.R. The effects of an exotic fish invasion on the prey communities of two lakes. **Journal of Animal Ecology**. v. 72, p. 331-342, 2003.
- BEZERRA, L.A.V.; ANGELINI, R.; VITULE, J.R.S.; COLL, M.; SÁNCHEZ-BOTERO, J.I. Food web changes associated with drought and invasive species in a tropical semiarid reservoir. **Hydrobiologia**. v. 817, n. 1, p. 475-489, 2018.
- BIALETZKI, A.; NAKATANI, K.; BAUMGARTNER, G.; BOND BUCKUP, G. Occurrence of *Macrobrachium amazonicum* (Heller 1862) (Decapoda, Palaemonidae) in Leopoldo's inlet (Ressaco do Leopoldo), upper Paraná river, Porto Rico, Paraná, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**. v. 14, p. 379-390, 1997.
- BOLTOVSKOY, D.; CORREA, N.; CATALDO, D.; SYLVESTER, F. Dispersion and ecological impacts of the invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* in Río de la Plata watershed and beyond. **Biological Invasions**. v. 8, p. 947-963, 2006.
- BOOTSMA, H.A.; HECKY, R.E.; HESSLEIN, R.H.; TURNER, G.F. Food partitioning among lake Malawi nearshore fishes as revealed by stable isotopes analyses. **Ecology**. v. 77, n. 4, p. 1286-1290, 1996.
- BRAGA, F.M.S. Reprodução de peixes (OSTEICHTHYES) em afluentes do reservatório de Volta Grande, rio Grande, sudeste do Brasil. **Iheringia Série Zoologia**. v. 91, p. 67-74, 2001.

BRAGA, F.M.S.; GOMIERO, L.M. Análise da pesca experimental realizada no reservatório de Volta Grande, rio Grande (MG-SP). **Boletim do Instituto de Pesca**. v. 24, p. 131-138, 1997.

BRYAN, S.D.; ROBINSON, A.T.; SWEETSER, M.G. Behavioral responses of a small native fish to multiple introduced predators. **Environmental Biology of Fishes**. v. 63, p. 49-56, 2002.

BULTÉ, G.; BLOUIN-DEMERS, G. Northern map turtles (*Graptemys geographica*) derive energy from the pelagic pathway through predation on zebra mussels (*Dreissena polymorpha*). **Freshwater Biology**. v. 53, p. 497-508, 2008.

BULTÉ, G.; ROBINSON, S.A.; FORBES, M.R.; MARCOGLIESE, D.J. Is there such thing as a parasite free lunch? The direct and indirect consequences of eating invasive prey. **Ecohealth**. v. 9, p. 6-16, 2012.

CALLISTO, M.; ALVES, C.B.M.; LOPES, J.M.; CASTRO, M.A. **Condições ecológicas em bacias hidrográficas de empreendimentos hidrelétricos**. Companhia Energética de Minas Gerais, Série Peixe Vivo, Belo Horizonte, 261 p. 2014.

CANTANHÊDE, G.; HAHN, N.S.; GUBIANI, E.A.; FUGI, R. Invasive molluscs in the diet of *Pterodoras granulosus* (Valenciennes, 1821) (Pisces, Doradidae) in the Upper Paraná River floodplain, Brazil. **Ecology of Freshwater Fish**. v. 17, n. 1, p. 47-53, 2008.

CARLSSON, N.O.L.; SARNELLE, O.; STRAYER, D.L. Native predators and exotic prey – an acquired taste? **Frontiers in Ecology and the Environment**. v. 7, p. 525–532, 2009.

CATALDO, D. Trophic relationships of *Limnoperna fortunei* with adult fishes. In: D. BOLTOVSKOY (Ed.). *Limnoperna fortunei. The ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel*. London, Springer, p. 231-248, 2015.

CENTRO ENERGÉTICO DE MINAS GERAIS - CEMIG. Programa Peixe Vivo. <http://www.cemig.com.br/peixevivo>. Acesso em setembro de 2015.

CENTRO DE PREVISÃO DE TEMPO E ESTUDOS CLIMÁTICOS/INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS - CPETEC/INPE. http://www.cptec.inpe.br/clima/monit/monitor_brasil.shtml. Acesso em outubro de 2016.

CROOKS, J.A.; CHANG, A.L.; RUIZ, G.M. Aquatic pollution increases the relative success of invasive species. **Biological Invasions**. v. 13, p. 165-176, 2011.

CUCHEROUSSET, J.; AYMES, J.C.; SANTOUL, F.; CÉRÉGHINO, R. Stable isotope evidence of trophic interactions between introduced brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and native brown trout (*Salmo trutta*) in a mountain stream of southwest France. **Journal of Fish Biology**. v. 71(Suppl. D), p. 210-223, 2007.

DAVID, P.; THÉBAULT, E.; ANNEVILLE, O.; LOEUILLE, N. Impacts of invasive species on food webs: a review of empirical data. **Advances in Ecological Research**. v. 56, p. 1-60, 2017.

ELETROBRÁS. **Seminário sobre fauna aquática e o setor elétrico brasileiro, reuniões temáticas preparatórias: caderno 4-Estudos e Levantamentos**. Rio de Janeiro, Comase. 104 p. 1995.

FANELLI, E.; AZZURRO, E.; BARICHE, M.; CARTES, J. E.; MAYNOU, F. Depicting the novel Eastern Mediterranean food web: a stable isotopes study following Lessepsian fish invasion. **Biological Invasions**. v.17, n. 7, p. 2163-2178, 2015.

GARCÍA, M.; MONTALTO, L. Os peixes predadores do *Limnoperna fortunei* nos ambientes colonizados. In: G. DARRIGRAN; C. DAMBORENEA (Eds). **Introdução a biologia das invasões: o Mexilhão Dourado na América do Sul: biologia, dispersão, impacto, prevenção e controle**. Cubo Editora, São Carlos, p. 111-126, 2009.

GARCÍA, M.L.; PROTOGINO, L.C. Invasive freshwater mollusks are consumed by native fishes in South America. **Journal of Applied Ichthyology**. v. 21, p. 34-38, 2005.

GOEZE, E. **Pflanzengeographie für Gärtner und Freude des Gartenbaues**. Ulmer, Stuttgart, 1882.

GREEN, S. J.; AKINS, J. L.; MALJKOVIĆ, A.; CÔTÉ, I. M. Invasive lionfish drive atlantic coral reef fish declines. **PloS ONE**. v. 7, n. 3, p. e32596, 2012.

HAVEL, J. E.; LEE, C. E.; VANDER ZANDEN, M. J. Do reservoirs facilitate invasions into landscapes? **BioScience**. v. 55, p. 518-252, 2005.

HIGGINS, S. N.; VANDER ZANDEN, M. J. What a difference a species makes: a meta-analysis of dreissenid mussel impacts on freshwater ecosystems. **Ecological Monographs**. v. 80, p. 179-196, 2010.

HYSLOP, E. J. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. **Journal of Fish Biology**. v. 17, n. 4, p. 411-429, 1980.

INGER, R.; McDONALD, R. A.; ROGOWSKI, D.; JACKSON, A. L.; PARNELL, A.; PRESTON, S. J.; HARROD, C.; GOODWIN, C.; GRIFFITHS, D.; DICK, J. T. A.; ELWOOD, R. W.; NEWTON, J.; BEARHOP, S. Do non-native invasive fish support elevated lamprey populations? **Journal of Applied Ecology**. v. 47, p. 121-129, 2010.

ISAAC, A.; FERNANDES, A.; GANASSIN, M. J. M.; HAHN, N. S. Three invasive species occurring in the diets of fishes in a Neotropical floodplain. **Brazilian Journal of Biology**. v. 74, p. 16-22, 2014.

JACKSON, M. C.; DONOHUE, I.; JACKSON, A. L.; BRITTON, J. R.; HARPER, D. M.; GREY, J. Population-level metrics of trophic structure based on stable isotopes and their application to invasion ecology. **PloS ONE**. v. 7, n. 2, p. e31757, 2012.

KARLSSON J.; BYSTROM, P. Littoral energy mobilization dominates energy supply for top consumers in subarctic lakes. **Limnology and Oceanography**. v. 50, p. 538-543, 2005.

KAWAKAMI, E.; VAZZOLER, G. Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. **Boletim do Instituto Oceanográfico**. v. 29, n. 2, p. 205-207, 1980.

- LEVINE J. M.; D'ANTONIO, C. M. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. **Oikos**. v. 87, p. 15-26, 1999.
- LOCKE, S. A.; BULTÉ, G.; MARCOGLIESE, D. J.; FORBES, M. R. Altered trophic pathway and parasitism in a native predator (*Lepomis gibbosus*) feeding on introduced prey (*Dreissena polymorpha*). **Oecologia**. v. 175, p. 315-324, 2014.
- MAGOULICK, D. D.; LEWIS, L. C. Predation on exotic zebra mussels by native fishes: effects on predator and prey. **Freshwater Biology**. v. 47, p. 1908-1918, 2002.
- MAGUIRE, C.; GREY, J. Determination of zooplankton dietary shift following a zebra mussel invasion, as indicated by stable isotope analysis. **Freshwater Biology**. v. 51, p. 1310-1319, 2006.
- MANETTA, G. L.; BENEDITO-CECILIO, E.; MARTINELLI, M. Carbon sources and trophic position of the main species of fishes of Baía River, Paraná River floodplain, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**. v. 63, n. 2, p. 283-290, 2003.
- MANSUR, M.; DOS SANTOS, C.; PEREIRA, D.; PAZ, I.; ZURITA, M.; RODRIGUEZ, M.; NEHRKE, M.; BERGONCI, P. **Moluscos límnicos invasores no Brasil: biologia, prevenção, controle**. Redes Editora, Porto Alegre, 412 p. 2012.
- MAYER C.M.; BURLAKOVA, L.E.; EKLÖV, P.; FITZGERALD, D.; KARATAYEV, A.Y.; LUDSIN, S.A.; MILLARD, S.; MILLS, E.L.; OSTAPENYA, A.P.; RUDSTAM, L.G.; ZHU, B.; ZHUKOVA, T.V. The benthification of freshwater lakes: exotic mussels turning ecosystems upside down. In: T.F. NALEPA; D.W. SCHLOESSER (Eds.). **Quagga and zebra mussels: biology, impacts, and control** (2nd edn.), CRC Press, Boca Raton, FL, USA, p. 575-585, 2014.
- MAYER, C.M.; FORNEY, J.L.; RUDSTAM, L.G.; VANDEVALK, A.J.; MILLS, E.L. The response of yellow perch in Oneida Lake, NY to zebra mussel establishment. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**. v. 57, p. 742-754, 2000.
- MENKE, S. B.; HOLWAY, D. A. 2006. Abiotic factors control invasion by Argentine ants at the community scale. **Journal of Animal Ecology**. v. 75, p. 368-376, 2006.
- MOYLE, P. B.; LIGHT, T. Fish invasions in California: Do abiotic factors determine success? **Ecology**. v. 77, p. 1666-1670, 1996.
- MEYER, A. Cost of morphological specialization: feeding performance of the two morphs in the trophically polymorphic cichlid fish, *Cichlasoma citrinellum*. **Oecologia**. v. 80, p. 431-436, 1989.
- NILSSON, E.; SOLOMON, C. T.; WILSON, K. A.; WILLIS, T. V.; LARGET, B.; VANDER ZANDEN, M. J. Effects of an invasive crayfish on trophic relationships in north-temperate lake food webs. **Freshwater Biology**. v. 57, p. 10-23, 2012.
- OCCHI, R. H.; OLIVEROS, O. B. Estudio anátomo-histológico de la cavidade bucofaríngea de *Leporinus obtusidens* (Pisces, Tetragonopteridae). **Physis**. Sección B: Las Aguas Continentales y sus Organismos, v. 33, p. 77-90, 1974.

OLIVEIRA, C. R. C.; FUGI, R.; BRANCALHÃO, K. P.; AGOSTINHO, A. A. Fish as potential controllers of invasive mollusks in a neotropical Reservoir. **Natureza & Conservação**. v. 8, n. 2, p. 140-144, 2010.

OZERSKY, T.; EVANS, D. O.; BARTON, D. R. Invasive mussels alter the littoral food web of a large lake: stable isotopes reveal drastic shifts in sources and flow of energy. **PloS ONE**. v. 7, n. 12, p. e51249, 2012.

PARNELL, A.; INGER, R.; BEARHOP, S.; JACKSON, A. L. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. **PLoS ONE**. v. 3, p. e9672, 2010.

PELICICE, F. M.; AGOSTINHO, A. A. Fish fauna destruction after the introduction of non-native predator (*Cichla kelberi*) in a neotropical reservoir. **Biological Invasions**. v. 11, p. 1789-1801, 2009.

PELICICE, F. M.; LATINI, J. D.; AGOSTINHO, A. A. Fish fauna disassembly after the introduction of a voracious predator: main drivers and the role of invader's demography. **Hydrobiologia**. v. 746, p. 271-283, 2015.

PENCHASZADEH, P. E.; DARRIGRAN, G.; ANGULO, C.; AVERBUJ, A.; BROGGER, M.; DOGLIOTTI, A.; PIREZ, N. Predation of the invasive freshwater mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae) by the fish *Leporinus obtusidens* Valenciennes, 1846 (Anostomidae) in the Río de la Plata, Argentina. **Journal of Shellfish Research**. v. 19, p. 229-231, 2000.

PESTANA, D.; OSTRENSKY, A.; BOEGER, W.A.P.; PIE, M.R. The effect of temperature and body size on filtration rates of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia, Mytilidae) under laboratory conditions. **Brazilian Archives of Biology and Technology**. v. 52, p. 135-144, 2009.

PETESSE, M. L.; PETRERE Jr, M. Tendency towards homogenization in fish assemblages in the cascade reservoir system of the Tietê river basin, Brazil. **Ecological Engineering**. v. 48, p. 109-116, 2012.

PINNEGAR, J. K.; POLUNIN, N. V. C. Differential fractionation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. **Functional Ecology**. v. 13, p. 225-231, 1999.

PINTOR, L. M.; BYERS, J. E. Individual variation in predator behavior and demographics affects consumption of non-native prey. **Behavioral Ecology**. v. 26, p. 797-804, 2015.

POFF, N. L.; OLDEN, J. D.; MERRITT, D. M.; PEPIN, D. M. Homogenization of regional river dynamics by dams and global biodiversity implications. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**. v. 104, p. 5732-5737, 2007.

PORTER-WHITAKER, A. E.; REHAGE, J. S.; LISTON, S. E.; LOFTUS, W.F. Multiple predator effects and native prey responses to two non-native Everglades cichlids. **Ecology of Freshwater Fish**. v. 21, p. 375-385, 2012.

POST, D. M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. **Ecology**. v. 83, p. 703-718, 2002.

RADANOVIC, M.; MILANOVICH, J. R.; BARRETT, K.; CRAWFORD, J. A. Stable isotopes reveal an invasive plant contributes more than native sources to anuran larvae diets. **Journal of Freshwater Ecology**. v. 32, n. 1, p. 328-338, 2017.

ROBINSON, J.V.; WELLBORN, G.A. Ecological resistance to the invasion of a freshwater clam, *Corbicula fluminea*: fish predation effects. **Oecologia**. v. 77, p. 445-52, 1988.

ROEMER, G. W.; DONLAN, C. J.; COURCHAMP, F. Golden eagles, feral pigs, and insular carnivores: how exotic species turn native predators into prey. **Proceedings of the National Academy of Sciences**. v. 99, p. 791-796, 2002.

ROSA, D. M.; SANTOS, G. B.; GOMES, P. L. A.; CAMPOS, M. C. S.; DIAS, J. H. P. Occurrence of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) in the fish diet from a south-eastern Brazilian reservoir. **Journal of Applied Ichthyology**. v. 31, n. 1, p. 188-191, 2015.

SHARPE, D.M.T.; DE LEÓN, L. F.; GONZÁLEZ, R.; TORCHIN, M. E. Tropical fish community does not recover 45 years after predator introduction. **Ecology**. v. 98, p. 412-424, 2017.

SILVA, C. J. **Biologia e ecologia dos camarões de água doce *Macrobrachium amazonicum* (Heller 1862) e *Macrobrachium jelskii* (Miers 1778) (Crustacea: Caridea: Palaemonoidea) no Rio Grande, região de Planura, MG**. 2010. 84 p. Tese (Doutorado). Universidade Estadual Paulista-UNESP, 2010.

SIMBERLOFF, D. Invasional meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? **Ecology Letters**. v. 9, p. 912-919, 2006.

SIMBERLOFF, D. How much information on population biology is needed to manage introduced species? **Conservation Biology**. v. 17, p. 83-92, 2003.

SIMBERLOFF, D.; VON HOLLE, M. Synergistic interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? **Biological Invasions**. v. 1, p. 21-32, 1999.

STOCK, B. C.; SEMMENS, B. X. Unifying error structures in commonly used biotracer mixing models. **Ecology**. v. 97, n. 10, p. 2562-2569, 2016.

STRAYER, D. L. Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. **Freshwater Biology**. v. 55, s. 1, p. 152-174, 2010.

SUTHERLAND, W. J.; FRECKLETON, R. P.; GODFRAY, H. C. J.; BEISSINGER, S. R.; BENTON, T.; CAMERON, D. D. et al. Identification of 100 fundamental ecological questions. **Journal of Ecology**. v. 101, p. 58-67, 2013.

SYLVESTER, F.; BOLTOVSKOY, D.; CATALDO, D. Fast response of freshwater consumers to a new trophic resource: predation on the recently introduced Asian bivalve *Limnoperna fortunei* in the lower Paraná River, South America. **Austral Ecology**. v. 32, p. 403-415, 2007.

TAKEDA, A. M.; MANSUR, M. C. D.; FUJITA, D. S.; BIBIAN, J. P. R. Ocorrência da espécie invasora de mexilhão dourado, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857), em dois pequenos reservatórios próximos a Curitiba, PR. **Acta Biologica Leopoldensia**. v. 25, n. 1, p. 251-254, 2003.

THORP, J. H.; DELONG, M.; CASPER, A. F. In situ experiments on predatory regulation of a bivalve mollusc (*Dreissena polymorpha*) in the Mississippi and Ohio Rivers. **Freshwater Biology**. v. 39, p. 649-661, 1998.

TORLONI, C. E. C.; SANTOS, J. J.; CARVALHO JUNIOR, A. A.; CORRÊA, A. R. A. A pescada-do-piauí *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) (Osteichthyes, Perciformes) nos reservatórios da Companhia Energética de São Paulo-Cesp. CESP Série Pesquisa e Desenvolvimento, n. 84, 23 p. 1993.

WOOD, K. A.; HAYES, R. B.; ENGLAND, J.; GREY, J. Invasive crayfish impacts on native fish diet and growth vary with fish life stage. **Aquatic Sciences**. v. 79, p. 113-125, 2017.

VANDER ZANDEN, M. J.; CASSELMAN, J. M.; RASMUSSEN, J. B. Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. **Nature**. v. 401, p. 464-467, 1999.

VANDER ZANDEN, M. J.; VADEBONCOEUR, Y. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. **Ecology**. v. 83, p. 2152-2161, 2002.

VITOUSEK, P. M.; D'ANTONIO, C. M.; LOOPE, L. L.; WESTBROOKS, R. Biological invasions as global environmental change. **American Scientist**. v. 84, p. 468-478, 1996.

VON RUCKERT, G.; CAMPOS, M. C. S.; ROLLA, M. E. Alimentação de *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857): taxas de filtração com ênfase ao uso de Cyanobacteria. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**. v. 26, n. 4, p. 421-429, 2004.

YONG, D. L.; LOW, B. W.; ANG, A.; WOO, M.; HO, C. Multiple records of aquatic alien and invasive species in diets of native predators in Singapore. **BioInvasions Records**. v. 3, p. 201-205, 2014.

ARTIGO 3

RELAÇÕES TRÓFICAS ENTRE PEIXES E MACROINVERTEBRADOS BENTÔNICOS EM RESERVATÓRIOS NA PRESENÇA E NA AUSÊNCIA DE PRESAS INTRODUZIDAS

Artigo redigido sob as normas do MANUAL DE NORMALIZAÇÃO E ESTRUTURA DE TRABALHOS ACADÊMICOS: TCCS, MONOGRAFIAS, DISSERTAÇÕES E TESES - 2a edição revista, atualizada e ampliada seguindo a norma para publicação periódica científica NBR 6022 (ABNT, 2003a).

RESUMO

A introdução de espécies não nativas pode causar efeitos profundos sobre os ecossistemas invadidos, entretanto, mudanças sutis, mas igualmente importantes nas redes tróficas muitas vezes são difíceis de serem detectadas. Este estudo comparou a composição de macroinvertebrados bentônicos, a estrutura trófica da ictiofauna e a assinatura isotópica de peixes comuns entre os reservatórios onde os estes foram encontrados em simpatria e alopatría com espécies não nativas. Entre os meses de Outubro 2015 e Agosto 2016, coletas trimestrais de peixes e macroinvertebrados bentônicos foram conduzidas em dois reservatórios localizados no rio Grande (reservatórios de Volta Grande e Funil). Os peixes coletados foram submetidos à métodos convencionais de avaliação da dieta, bem como à análises de isótopos estáveis do tecido muscular. Com base nos dados obtidos, foi possível identificar que em Volta Grande a maior parte do fluxo de energia entre os organismos bentônicos e a comunidade de peixes se deu através de espécies não nativas, em especial de *Limnoperna fortunei* e *Macrobrachium amazonicum*, ao passo que em Funil esteve compartilhada entre invasores e nativos. A caracterização isotópica das seis espécies de peixes comuns aos dois reservatórios analisados refletiu as diferenças observadas nas respectivas teias tróficas. Os resultados obtidos sugerem que espécies não nativas podem desempenhar um papel importante na cadeia trófica de reservatórios quando atuam como presas, uma vez que podem representar a fonte principal de energia de seus consumidores. Conseqüentemente, as novas interações entre espécies proporcionadas pela incorporação destas presas à rede trófica alteraram a importância das fontes de energia disponíveis para os peixes no reservatório de Volta Grande. O estudo comparativo entre sistemas com comunidades de peixes semelhantes possibilitou condições de referência e, portanto, apresentou-se como uma estratégia eficaz na detecção dos impactos causados pela introdução de presas não nativas.

Palavras chave: Estrutura trófica. Isótopos estáveis. *Limnoperna fortunei*. Invasão biológica.

ABSTRACT

The introduction of non-native species can have profound effects on the invaded ecosystems, however, subtle but equally important changes in food webs are often difficult to detect. This study compared the composition of benthic macroinvertebrates, the trophic structure of ichthyofauna and the isotopic signature of common fish among reservoirs, where the latter were found in sympatry and allopatry with non-native species. Between October 2015 and August 2016, quarterly fish samples and benthic macroinvertebrates were carried out in two reservoirs located in the Grande River (Volta Grande and Funil reservoirs). The sampled fish were submitted to conventional methods of diet evaluation, as well as to stable isotope analyzes of muscle tissue. Based on the data obtained, it was possible to identify that in Volta Grande most of the energy flow, between benthic organisms and the fish community, occurred through non-native species, especially *Limnoperna fortunei* and *Macrobrachium amazonicum*, while in Funil was shared between invaders and natives. The isotopic characterization of the six fish species common to the two reservoirs analyzed reflected the differences observed in the respective food webs. The results suggest that non-native species may play an important role in the reservoir food webs when they act as prey, since they may represent the main energy source of their consumers. Consequently, the new interactions among species provided by the incorporation of these prey into the food web altered the importance of the available energy sources for the fish in the Volta Grande reservoir. The comparative study between systems with similar fish communities allowed reference conditions and therefore presented itself as an effective strategy to detect the impacts caused by the introduction of non-native preys.

Keywords: Trophic structure. Stable isotopes. *Limnoperna fortunei*. Biological invasion.

1 INTRODUÇÃO

Invasões biológicas podem causar efeitos profundos sobre os ecossistemas, entretanto, mudanças sutis nas redes tróficas muitas vezes são difíceis de serem detectadas por meio de métodos convencionais de análise. Alterações na disponibilidade e uso de recursos, decorrentes do estabelecimento de espécies não nativas (DWYER; MORRIS, 2006), podem alterar substancialmente a extensão do impacto destes organismos sobre o ecossistema (TILLBERG et al., 2007). Nos ambientes aquáticos em particular, o fluxo da água e as atividades humanas favorecem a dispersão rápida de organismos, tornando este sistema altamente vulnerável ao impacto das invasões (STRAYER; DUDGEON, 2010). Como resultado, perturbações nas redes tróficas aquáticas causadas por macroinvertebrados invasores, tais como moluscos e crustáceos, têm sido documentadas por diversos estudos (MAGUIRE; GREY, 2006; BULTÉ; BLOUIN-DEMERS, 2008; RENNIE; SPRULES; JOHNSON, 2009; NILSSON et al., 2012; LOCKE et al., 2014; WOOD et al., 2017). Todavia, em ecossistemas invadidos, a falta de dados ecológicos pré-invasão têm sido um dos grandes desafios enfrentados pelos estudos com foco na avaliação de impactos de espécies não nativas. Dessa maneira, estudos comparativos entre sistemas invadidos e não invadidos, mas com características ecológicas similares, podem fornecer condições de referência para representar o cenário pré-invasão dos sistemas em questão (LOCKE et al., 2014). Além disso, o cenário acima representa uma oportunidade única de experimentos naturais que podem contribuir para responder questões ecológicas diversas a cerca de dinâmicas populacionais, estruturação de comunidades e funcionamento de ecossistemas (CALLAWAY; MARON, 2006).

Limnoperna fortunei e *Macrobrachium amazonicum* são macroinvertebrados bentônicos invasores amplamente distribuídos nas bacias hidrográficas da região sul e sudeste do Brasil (BIALETSKY et al., 1997; MAGALHÃES et al., 2005; MANSUR et al., 2003; OLIVEIRA et al., 2015), dentro das quais, mas particularmente nos reservatórios, representam as espécies de macroinvertebrados mais abundantes (TAKEDA et al., 2003; SILVA, 2010; CALLISTO et al., 2014; ROSA et al., 2015). Conhecido popularmente como mexilhão dourado, *L. fortunei* é um molusco bivalve (Mitylidae) originário do sudeste asiático que foi introduzido na América do Sul via água de lastro de navios entre o final da década de 80 e início dos anos 90 (PASTORINO et al., 1993). O camarão amazônico *M. amazonicum* é um decápode (Palaemonidae) amplamente distribuído sendo encontrado nas bacias do norte

da América do Sul, do rio Amazonas, do nordeste do Brasil e dos rios São Francisco e Paraguay (GOMES-CORRÊA, 1977). Todavia, na bacia do alto rio Paraná, o camarão foi introduzido junto a programas ambientais de repovoamento de peixes em reservatórios nesta região (TORLONI et al., 1993). O estabelecimento do camarão amazônico e do mexilhão dourado nos ambientes invadidos tem causado uma série de mudanças relacionadas à abundância e distribuição de espécies nativas, ciclagem de nutrientes, produtividade e relações tróficas (BIALETSKY et al., 1997; DARRIGRAN et al., 1998; MAGALHÃES et al., 2005; BOLTOVSKOY et al., 2006; CATALDO, 2015). Entretanto, no que tange aos efeitos diretos que o consumo destas espécies pode ter sobre seus predadores, o conhecimento neste campo é pobremente desenvolvido.

Em outras regiões, estudos baseados em análises isotópicas de Carbono e Nitrogênio de tecidos de predadores nativos, consumidores de presas não nativas, têm evidenciado alterações na importância das fontes de energia disponíveis, nas taxas de crescimento e no posicionamento trófico destes predadores (BULTÉ; BLOUIN-DEMERS, 2008; LOCKE et al., 2014; WOOD et al., 2017). Embora a alteração na dieta para o consumo de recursos não naturais possa afetar diretamente os predadores, mudanças na estruturação da rede trófica podem ter consequências sobre a dinâmica energética local, então afetando o ecossistema (HAIRSTON; HAIRSTON, 1993). Portanto, compreender a amplitude das interações entre peixes e presas não nativas, bem como as consequências em nível de espécie são fundamentais para que os ecossistemas perturbados sejam gerenciados com sucesso.

Neste contexto, o presente estudo comparou a composição de macroinvertebrados bentônicos, a estrutura trófica da ictiofauna e a assinatura isotópica de peixes comuns entre os reservatórios onde os mesmos foram encontrados em simpatria e alopatria com *L. fortunei* e *M. amazonicum*, testando duas hipóteses: A primeira hipótese é que no reservatório invadido ambas as espécies são presas consistentemente predadas por peixes comuns aos reservatórios, ao passo que no reservatório não invadido estes peixes exibem uma dieta natural característica de cada espécie. A segunda é que, em resposta a uma dieta fortemente composta por recursos não naturais, as espécies de peixes apresentam assinaturas isotópicas significativamente diferentes do que quando se alimentam de recursos naturais.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

A bacia do rio Grande abrange 87 000 Km² dentro de Minas Gerais, sendo a segunda maior bacia hidrográfica deste estado e, em conjunto com a bacia do rio Paranaíba, forma o rio Paraná (MARQUES; CURI; LIMA, 2002). O clima nesta região é temperado úmido, com temperatura média anual entre 22 e 24°C e precipitação média anual de 1.550 mm (CPTEC/INPE, 2016). Com o propósito de investigar os efeitos da invasão de espécies presa sobre a estruturação trófica da ictiofauna, foram selecionados dois reservatórios no rio Grande com condições hidrológicas e comunidade de peixes comparáveis. Ambos integram uma série de 12 reservatórios em cascata, sendo o reservatório de Funil localizado na porção alta (44° 56' 45" W e 21° 06' 18" S) e o de Volta Grande na porção média deste rio (W 42° 02' 16" e 20° 06' 50" S). Durante o período amostral, os invasores *Limnoperna fortunei* e *Melanoides tuberculata* ainda não haviam sido capturados no reservatório de Funil. No entanto, estudos anteriores no reservatório de Volta Grande demonstraram que estas espécies são os macroinvertebrados bentônicos predominantes no sedimento (CALLISTO et al., 2014) e, junto com *M. amazonicum*, representam novos componentes da rede trófica local, atuando como presas importantes para a comunidade de peixes (ROSA, 2018).

2.2 Coleta de peixes e análise de conteúdo estomacal

Entre os meses de Outubro 2015 e Agosto 2016, coletas de peixes trimestrais foram conduzidas com o auxílio de redes de emalhar de diversos tamanhos de malha (2.4 a 14 cm, entre nós opostos), em três regiões de cada reservatório. Após as capturas, os peixes foram imediatamente acondicionados em gelo para posterior dissecação. Todos os peixes capturados foram medidos (CP - comprimento padrão em cm), pesados com balança de precisão (0.1 g) e submetidos a análises convencionais de conteúdo estomacal (ROSA, 2018). Os itens encontrados foram separados e identificados sob microscópio estereoscópio, sendo as presas não nativas identificadas até nível de espécie e as demais em níveis de grandes grupos.

2.3 Amostragem de sedimento

Nos mesmos locais das coletas de peixes de cada reservatório, três amostras de sedimento foram obtidas com o auxílio de um pegador de fundo tipo Petersen. Após a coleta todas as amostras foram devidamente identificadas e fixadas em solução de formalina 10%. Em laboratório, o sedimento foi lavado sobre peneiras com malhas entre 2 e 0.25 mm e os macroinvertebrados bentônicos capturados foram identificados, em sua maioria, até grandes níveis taxonômicos, antes da contagem sob microscópio estereoscópio.

2.4 Análises de isótopos estáveis

Em campo, um filé de músculo branco dorsal fresco de dois a cinco indivíduos das seis espécies de peixes comuns a ambos os reservatórios (*i.e.* *Astyanax altiparanae*, *A. fasciatus*, *Cichla piquiti*, *Hoplias intermedius*, *Leporinus friderici* e *Schizodon nasutus*), com tamanhos similares, foi coletado para análises de isótopos estáveis (AIS). Este tecido é preferido por apresentar menor teor de lipídeos e carbonatos inorgânicos, bem como por produzir menor variabilidade nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ (PINNEGAR; POLUNIN, 1999). Todas as amostras foram armazenadas em gelo e transportadas para laboratório onde foram congeladas. Em laboratório, todas as amostras de tecido muscular foram liofilizadas durante 48 horas, maceradas até um pó fino e homogêneo com auxílio de um almofariz e pilão e armazenados em tubos de Eppendorf. Análises isotópicas para $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, %C, %N e C/N foram conduzidas pelo Laboratório de Ecologia Isotópica do Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA) da Universidade de São Paulo (USP), Campus Piracicaba-SP. Para determinação da razão isotópica, as amostras foram analisadas em modo de fluxo contínuo utilizando um espectrômetro de massa Delta Plus Thermo Scientific, interligado a um analisador elementar Carlo Erba (CHN 1110). Os dados foram normalizados usando quatro padrões de referência de isótopos internacionalmente aceitos (Normas da Agência Internacional de Energia Atômica CH6, CH7, N1 e N2). Os dados de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ foram expressos em relação ao material de referência padrão: Vienna Pee Dee Belemnite para o carbono e N atmosférico para nitrogênio, calculados por meio da seguinte fórmula (BARRIE; PROSSER, 1996):

$$\delta X = [(R_{\text{amostra}}/R_{\text{padrão}}) - 1] \times 10^3.$$

Onde, X = ^{13}C ou ^{15}N ; R = razões isotópicas de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ou $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$.

2.5 Tratamento dos dados

A frequência de ocorrência (F) e a proporção em peso (%P) dos itens alimentares encontrados nos estômagos foram utilizadas para descrever a dieta das espécies (Hyslop, 1980). Estes valores foram combinados para identificar os principais itens alimentares por meio do Índice de Importância Alimentar (IA) proposto por Kawakami & Vazzoler (1980): $IA_i = (F_i \times \%P_i) / F_i \times \%P_i$. Onde, IA_i = Índice alimentar do item i; F_i = Frequência de ocorrência do item i; $\%P_i$ = Peso relativo do item i.

Para comparar a distribuição dos valores isotópicos das seis espécies de peixes comuns entre os reservatórios analisados foi elaborado um gráfico biplot, sendo que a composição de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dos peixes foi submetida a uma correção de fracionamento (Post, 2002). Para análise destes dados, utilizou-se o teste t-Student, com o intuito de comparar os valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ do tecido muscular das seis espécies entre os dois reservatórios. Previamente à realização das análises, a distribuição dos dados foi avaliada quanto à normalidade e homocedasticidade, como sugerido por Sokal & Rohlf (1981).

3 RESULTADOS

Um total de 340 peixes de 21 espécies capturadas em Volta Grande foi submetido à análise de conteúdo estomacal. Destes, 201 estômagos compreendendo 16 espécies continham itens alimentares (Tabela 1, Figura 1) que foram agrupados em 7 categorias: *Limnoperna fortunei*, *Melanoides tuberculata*, *Macrobrachium amazonicum*, peixes (escamas, fragmentos musculares, nadadeiras, peixes inteiros e em elevado grau de digestão), outros invertebrados (moluscos, insetos aquáticos e terrestres, crustáceos, anelídeos e nematoda), vegetais (macrófitas, gramínea, algas filamentosas e gelatinosas, frutos e sementes) e detritos/sedimento. Somente as espécies que ingeriram presas não nativas e/ou obtiveram um número mínimo de 5 estômagos contendo item alimentar foram contempladas pelas análises de dieta, totalizando 13 espécies neste reservatório. O Índice Alimentar mostrou que invertebrados invasores foram ingeridos por 11 espécies de peixes, dentre as quais quatro consumiram consistentemente o camarão invasor *M. amazonicum* (i.e. *Plagioscion squamosissimus*, *Cichla kelberi*, *C. piquiti* e *Hoplias intermedius*) e, da mesma maneira, três espécies consumiram o mexilhão invasor *L. fortunei* (i.e. *Leporinus friderici*, *Australoheros fascetus* e *Crenicichla britskii*).

Com relação ao reservatório de Funil, 347 estômagos de 20 espécies foram analisados, dentre os quais em 227, pertencentes a 16 espécies, foram encontrados itens alimentares que, por sua vez, foram agrupados em oito categorias: *Corbicula fluminea*, *M. amazonicum*, peixes (escamas, fragmentos musculares, nadadeiras, peixes inteiros e em elevado grau de digestão), insetos (formas larvais, pupas, adultos terrestres e aquáticos), outros invertebrados (moluscos, crustáceos, aracnídeos e nematoda), perifíton, vegetais (macrófitas, gramínea, algas filamentosas, frutos e sementes) e detritos/sedimento. Utilizando o mesmo critério de exclusão de espécies adotado em Volta Grande, somente 12 foram contempladas pelas

análises de dieta. De acordo com o Índice Alimentar, presas não nativas foram consumidas substancialmente por duas espécies, sendo o mexilhão *C. fluminea* a principal presa ingerida por *Geophagus brasiliensis* e o camarão *M. amazonicum* o principal item na dieta de *Galeocharax knerii* (Tabela 2; Figura 1).

Tabela 1 - Frequência de ocorrência (F), porcentagem de peso (%P) e índice de importância alimentar (IAi) dos itens mais representativos em 239 estômagos de 13 espécies de peixes capturadas trimestralmente entre Outubro/2015 e Julho/2016, no reservatório de Volta Grande.

Espécies	CP (cm)	P	Itens alimentares						
			Lf	Mt	Ma	1	2	3	4
<i>Serrasalmus maculatus</i> n = 63	7-26.9	F	-	0.04	0.38	1.19	0.85	0.40	-
		%P	-	<0.01	0.09	0.72	0.19	0.01	-
		IAi	-	<0.01	0.13	0.78	0.08	0.01	-
<i>Plagioscion</i> n = 44	7.9-44.7	F	-	-	0.83	0.19	0.51	-	-
		%P	-	-	0.81	0.07	0.12	-	-
		IAi	-	-	0.93	0.01	0.06	-	-
<i>Satanoperca pappaterra</i> n = 22	7.3-20.6	F	0.07	0.07	0.03	0.14	2.35	0.38	0.51
		%P	<0.01	<0.01	<0.01	0.03	0.56	0.08	0.34
		IAi	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.58	0.05	0.36
<i>Leporinus friderici</i> n = 14	7.6-20.5	F	0.21	-	0.07	-	0.50	0.40	0.07
		%P	0.85	-	0.03	-	0.02	0.10	0.02
		IAi	0.90	-	0.01	-	0.01	0.07	0.01
<i>Astyanax altiparanae</i> n = 13	5.2-11.2	F	-	-	0.13	-	0.87	0.54	0.07
		%P	-	-	0.15	-	0.48	0.33	0.04
		IAi	-	-	0.12	-	0.59	0.27	0.02
<i>Australoheros fascetus</i> n = 13	7.8-12.7	F	0.29	0.14	0.07	0.50	0.50	0.14	0.07
		%P	0.43	0.02	0.05	0.21	0.18	0.02	0.09
		IAi	0.46	0.01	0.01	0.39	0.09	0.01	0.02
<i>Cichla piquiti</i> n = 11	8-20.8	F	-	-	0.56	0.37	-	-	-
		%P	-	-	0.75	0.25	-	-	-
		IAi	-	-	0.89	0.11	-	-	-
<i>Hoplias intermedius</i> n = 6	19.8-41.5	F	-	-	0.75	0.12	-	-	-
		%P	-	-	0.20	0.80	-	-	-
		IAi	-	-	0.60	0.40	-	-	-
<i>Cichla kelberi</i> n = 5	8-26.1	F	-	-	0.50	0.20	-	-	-
		%P	-	-	0.64	0.35	-	-	-
		IAi	-	-	0.90	0.10	-	-	-
<i>Astyanax fasciatus</i> n = 3	6.5-8.1	F	-	-	-	-	0.67	0.33	-
		%P	-	-	-	-	0.94	0.06	-
		IAi	-	-	-	-	0.97	0.03	-
<i>Crenicichla britskii</i> n = 2	10.9-11.8	F	0.33	-	0.33	-	-	-	-
		%P	0.69	-	0.31	-	-	-	-
		IAi	0.69	-	0.31	-	-	-	-
<i>Schizodon nasutus</i> n = 2	16.7-28.2	F	0.67	-	-	-	0.33	0.67	0.33
		%P	0.44	-	-	-	<0.01	0.48	0.08
		IAi	0.45	-	-	-	<0.01	0.50	0.04
<i>Astronotus crassipinnis</i> n=1	13.5	F	1.0	-	1.0	-	1.0	1.0	-
		%P	0.40	-	0.45	-	0.01	0.15	-
		IAi	0.40	-	0.45	-	0.01	0.15	-

CP - Comprimento padrão; n - número de peixes analisados; ev - estômagos vazios; P - parâmetros; Lf - *Limnoperna fortunei*; Mt - *Melanoides tuberculata*; Ma - *Macrobrachium amazonicum*; 1 - peixes; 2 - outros invertebrados; 3 - vegetais; 4 - detritos/sedimento.

Tabela 2 - Frequência de ocorrência (F), porcentagem de peso (%P) e índice de importância alimentar (IAi) dos itens mais representativos em 216 estômagos de 12 espécies de peixes capturadas trimestralmente entre Outubro/2015 e Julho/2016, no reservatório de Funil, rio Grande, bacia do alto rio Paraná.

Espécies	CP (cm)	P	Itens alimentares							
			Cf	Ma	1	2	3	4	5	6
<i>Astyanax fasciatus</i> n = 46	5.8-	F	-	-	0.13	1.54	0.13	-	0.32	-
	12.6	%P	-	-	<0.0	0.72	0.03	-	0.24	-
		IAi	-	-	<0.0	0.83	0.01	-	0.15	-
<i>Galeocharax knerii</i> n = 31	6.8-	F	-	0.48	0.32	0.32	0.03	-	0.03	-
	20.9	%P	-	0.72	0.27	0.01	<0.0	-	<0.0	-
		IAi	-	0.88	0.12	<0.0	<0.0	-	<0.0	-
<i>Astyanax altiparanae</i> n = 29	5.5-	F	-	-	-	1.45	0.03	-	0.31	-
	11.5	%P	-	-	-	0.75	<0.0	-	0.25	-
		IAi	-	-	-	0.82	<0.0	-	0.18	-
<i>Leporinus friderici</i> n = 27	6.8-	F	-	0.07	0.07	0.89	0.06	0.14	0.93	0.03
	26.8	%P	-	0.04	0.01	0.03	<0.0	0.08	0.76	0.05
		IAi	-	0.01	<0.0	0.02	<0.0	0.05	0.89	<0.0
<i>Pimelodus maculatus</i> n = 22	8.5-26	F	0.22	0.04	0.04	2.54	0.81	0.18	0.45	0.13
		%P	<0.0	<0.0	0.13	0.37	0.04	<0.0	0.33	<0.0
		IAi	0.01	<0.0	0.04	0.56	0.05	<0.0	0.22	<0.0
<i>Oligosarcus pintoii</i> n = 19	6.6-	F	-	-	0.21	1.68	0.10	-	-	-
	13.2	%P	-	-	0.37	0.62	<0.0	-	-	-
		IAi	-	-	0.11	0.89	<0.0	-	-	-
<i>Schizodon nasutus</i> n = 19	12-27.3	F	-	-	-	-	-	0.47	0.79	-
		%P	-	-	-	-	-	0.42	0.57	-
		IAi	-	-	-	-	-	0.49	0.51	-
<i>Geophagus</i> n = 9	8.2-	F	0.44	0.11	0.33	1.55	0.55	-	0.22	0.44
	19.4	%P	0.58	0.12	0.04	0.09	0.05	-	0.03	0.05
		IAi	0.72	0.04	0.02	0.09	0.06	-	0.01	0.04
<i>Steindachnerina</i> n = 5	8.4-	F	-	-	-	-	-	0.8	0.2	-
	11.1	%P	-	-	-	-	-	0.49	0.51	-
		IAi	-	-	-	-	-	0.79	0.2	-
<i>Acestrorhynchus</i> n = 5	5.4-7.5	F	-	-	-	1.2	-	-	0.2	-
		%P	-	-	-	0.96	-	-	0.03	-
		IAi	-	-	-	0.98	-	-	0.01	-
<i>Hoplias intermedius</i> n = 2	21.8-	F	-	-	1.0	-	-	-	-	-
	28.5	%P	-	-	1.0	-	-	-	-	-
		IAi	-	-	1.0	-	-	-	-	-
<i>Cichla piquiti</i> n = 2	9-20.6	F	-	-	1.0	-	-	-	-	-
		%P	-	-	1.0	-	-	-	-	-
		IAi	-	-	1.0	-	-	-	-	-

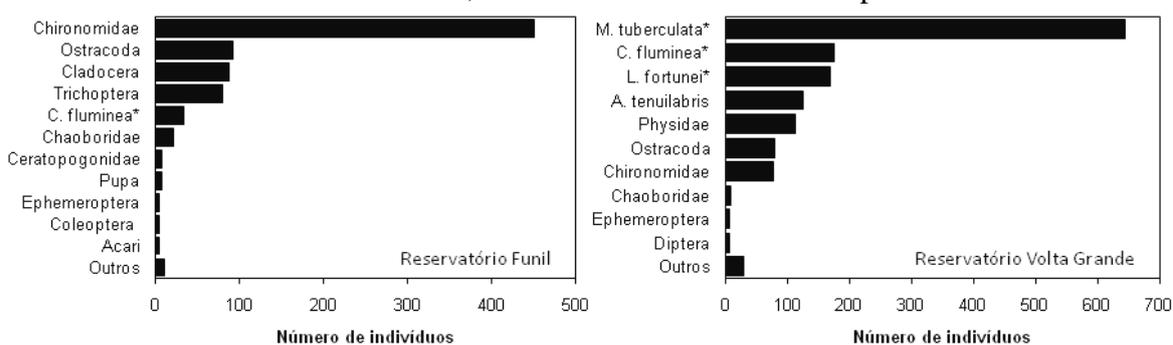
CP - Comprimento padrão; n - estômagos contendo item alimentar; P - parâmetros; Cf - *Corbicula fluminea*; Ma - *Macrobrachium amazonicum*; 1 - peixes; 2 - insetos; 3 - outros invertebrados; 4 - perífiton; 5 - vegetais; 6 - detritos/sedimento.

Fonte: Do autor (2018)

Nas amostras de sedimento, 2222 macroinvertebrados bentônicos foram capturados sendo, 1418 em Volta Grande e 804 em Funil. Foram identificados 14 e 20 grupos taxonômicos em RVG e RFU, respectivamente, dentre os quais os invasores *Melanoides tuberculata* (n = 644), *Corbicula fluminea* (n = 175) e *Limnoperna fortunei* (n = 169) foram os táxons mais abundantes no primeiro, ao passo que larvas de Chironomidae (n = 450),

Ostracoda (n = 92) e Cladocera (n = 87) foram os mais abundantes no segundo reservatório (Figura 2).

Figura 2 - Abundância numérica dos táxons de macroinvertebrados encontrados nas amostras de sedimento dos reservatórios de Funil (esquerda) e Volta Grande (direita), localizados no rio Grande, bacia do alto rio Paraná. * Espécie não nativa.

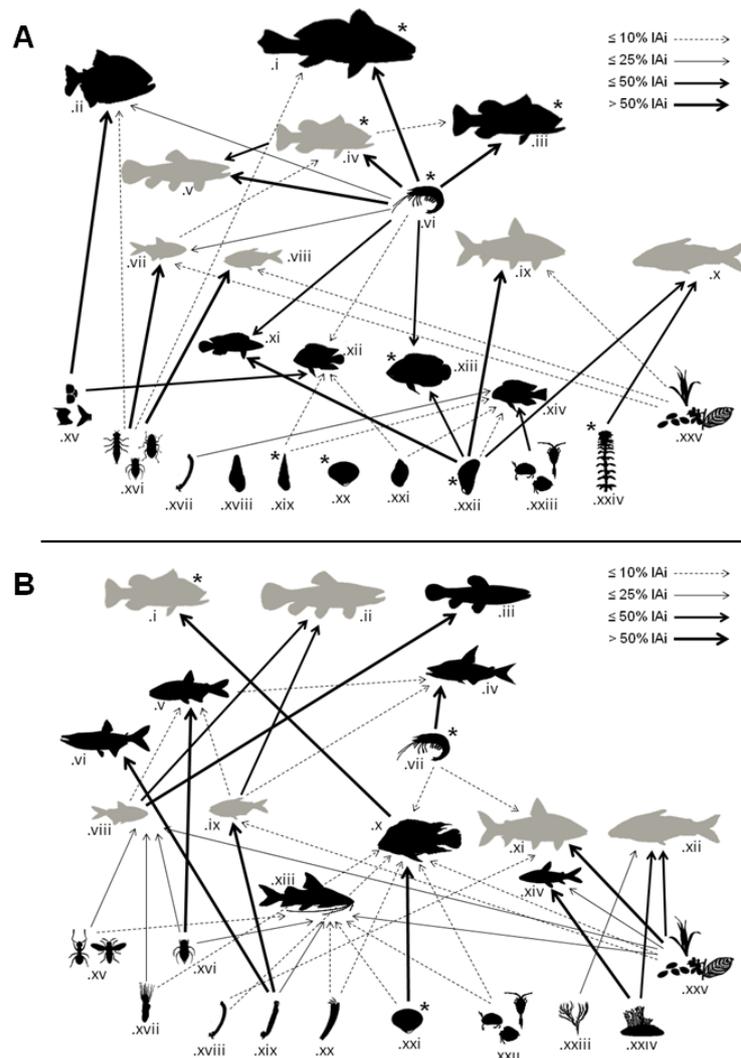


Fonte: Do autor (2018)

A partir dos dados obtidos foi possível caracterizar a teia trófica dos dois reservatórios. Boa parte das relações tróficas foi compartilhada entre os dois reservatórios. No entanto, enquanto em Volta Grande a maior parte do fluxo de energia entre os organismos bentônicos e a comunidade de peixes se dá através de espécies exóticas, em especial do mexilhão-dourado e do camarão, em Funil esta é compartilhada entre invasores e nativos (Figura 3).

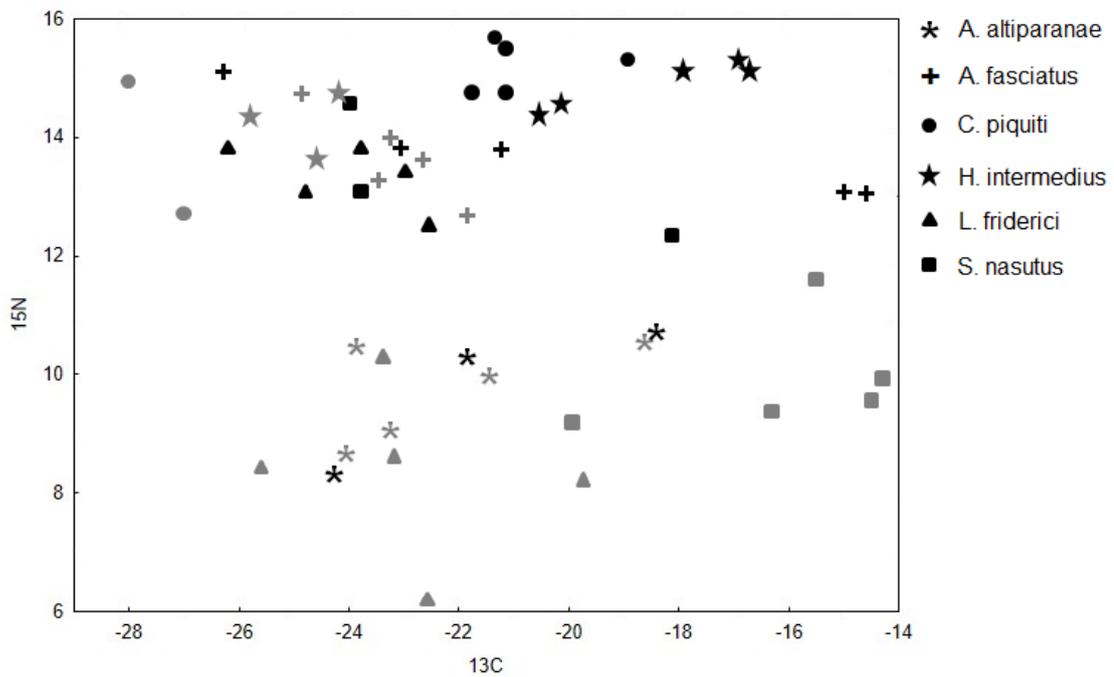
A caracterização isotópica das seis espécies de peixes comuns aos dois reservatórios analisados foi obtida por meio da análise de 51 exemplares, sendo 26 de Volta Grande e 25 de Funil (Figura 4), e refletiram as diferenças observadas nas respectivas teias tróficas. Para os piscívoros *H. intermedium* e *C. piquiti*, a mudança na dieta piscívora (Funil) para ingestão de *M. amazonicum* (Volta Grande), implicou na mudança significativa na assinatura de Carbono. Já para os anostomídeos, que em Funil ingeriram matéria vegetal, a ingestão de *L. fortunei* em Volta Grande implicou em enriquecimento de nitrogênio. Por outro lado, para as espécies de *Astyanax*, que mantiveram alimentação baseada em presas nativas nos dois reservatórios, não foram observadas mudanças significativas nas assinaturas isotópicas (Figura 5).

Figura 3 - Organograma baseado nas capturas de peixes e macroinvertebrados bentônicos, bem como nas análises de dieta dos peixes selecionados, mostrando suas principais interações tróficas nos dois reservatórios analisados. Reservatório de Volta Grande (A): *P. squamosissimus* (.i), *S. maculatus* (.ii), *C. kelberi* (.iii), *C. piquiti* (.iv), *H. intermedius* (.v), *M. amazonicum* (.vi), *A. altiparanae* (.vii), *A. fasciatus* (.viii), *L. friderici* (.ix), *S. nasutus* (.x), *C. britskii* (.xi), *A. fascetus* (.xii), *A. crassipinnis* (.xiii), *S. pappaterra* (.xiv), Escamas, nadadeiras e musculatura de peixes (.xv), insetos adultos (.xvi), larva de Chironomidae (.xvii), *Aylacostoma tenuilabris* (.xviii), *M. tuberculata* (.xix), *C. fluminea* (.xx), *Physa* sp. (.xxi), *L. fortunei* (.xxii), Cladocera, Ostracoda e Copepoda (.xxiii), *Egeria* sp. (.xxiv) e vegetais (.xxv). Reservatório de Funil (B): *C. piquiti* (.i), *H. intermedius* (.ii), *H. malabaricus* (.iii), *G. knerii* (.iv), *O. pintoi* (.v), *A. lacustris* (.vi), *M. amazonicum* (.vii), *A. altiparanae* (.viii), *A. fasciatus* (.ix), *G. brasiliensis* (.x), *L. friderici* (.xi), *S. nasutus* (.xii), *P. maculatus* (.xiii), *S. insculpta* (.xiv), insetos terrestres (.xv), Corixidae (.xvi), Pupa (.xvii), Chironomidae (.xviii), Chaoboridae (.xix), Trichoptera (.xx), *C. fluminea* (.xxi), Cladocera, Ostracoda e Copepoda (.xxii), Alga filamentosa (.xxiii), Perifiton (.xxiv) e Folhas, frutos e sementes (.xxv). As espécies de peixes comuns aos dois reservatórios estão representadas pela cor cinza, e as espécies exóticas indicadas com um asterisco.



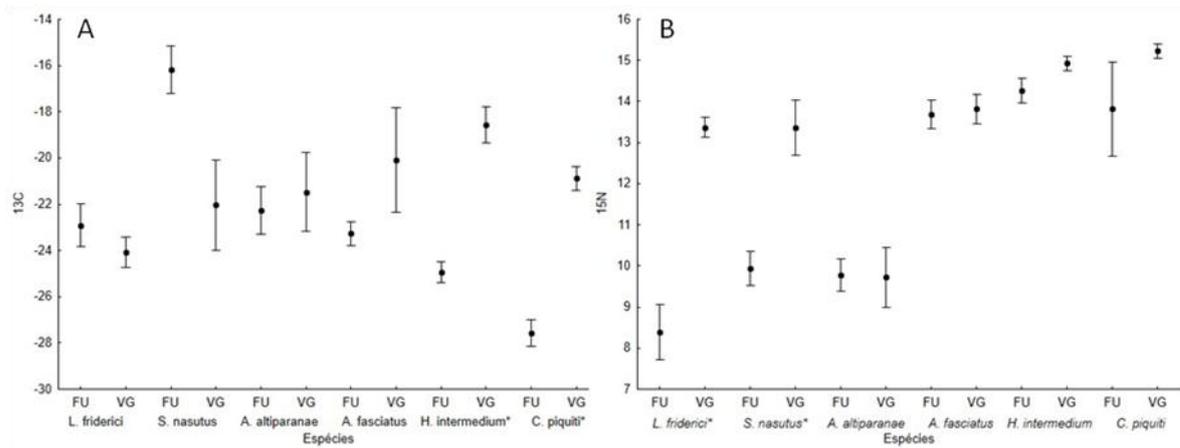
Fonte: Do autor (2018)

Figura 4 - Biplot dos isótopos estáveis de carbono e nitrogênio do tecido muscular de 51 exemplares pertencentes às seis espécies de peixes que foram capturadas entre Outubro/15 e Agosto/16 em ambos os reservatórios de Volta Grande (preto) e Funil (cinza).



Fonte: Do autor (2018)

Figura 5 - Plots mostrando os valores médios de $\delta^{13}C$ (superior) e $\delta^{15}N$ (inferior) das seis espécies de peixes comuns entre os reservatórios de Volta Grande (VG) e Funil (FU). * Indica variação significativa.



Fonte: Do autor (2018)

4 DISCUSSÃO

Foi possível observar diferenças importantes na composição de macroinvertebrados bentônicos, estrutura trófica da ictiofauna e assinatura isotópica de peixes comuns entre os reservatórios com diferentes abundâncias e ocorrência de *L. fortunei* e *M. amazonicum*. A habilidade de alguns peixes em incorporar estas presas a suas dietas estabeleceu novas relações tróficas que alteraram o fluxo de energia do sistema invadido, sugerindo possíveis impactos da invasão destes organismos em sistemas com comunidades biológicas similares, mas ainda não invadidos, tais como em Funil. Adicionalmente, estas informações contribuem para o entendimento sobre a maneira pela qual a introdução de espécies de presas não nativas em reservatórios pode alterar ainda mais a estruturação de sua biota criando novos ambientes.

As amostragens de sedimento em Volta Grande revelaram uma comunidade de invertebrados bentônicos predominantemente composta por moluscos invasores, dentre os quais, de acordo com as análises de dieta dos peixes, *L. fortunei* se destacou como um recurso trófico importante para peixes bentônicos. Em um estudo anterior, *L. fortunei* foi o macroinvertebrado bentônico dominante no sedimento coletado em diversas regiões deste reservatório (CALLISTO et al., 2014). Resultados semelhantes foram observados no reservatório de Ilha Solteira (alto rio Paraná) onde este bivalve invasor foi o organismo mais abundante nas amostras de sedimento e a presa mais consumida por algumas espécies de peixes (ROSA et al., 2015). Embora o sedimento não seja o substrato preferencial de *L. fortunei*, a mobilidade de indivíduos menores permite o deslocamento sobre o sedimento, onde os mesmos podem estar expostos à predação por peixes bentônicos (URYU; IWASAKY; HINQUE, 1996; VIEIRA; LOPES, 2013). Estes resultados sugerem que a abundância relativa e disponibilidade de *L. fortunei*, em relação às demais presas, podem influenciar o seu consumo pelas espécies de peixes aptas a explorá-lo. Por outro lado, em sistemas onde esta espécie pode não ser o componente principal da comunidade bentônica, tais como as planícies de inundação, seu consumo por peixes não parece ser representativo (ISSAC et al., 2014). Um padrão semelhante pode ter ocorrido com *M. amazonicum*, o qual embora sua abundância relativa no ambiente não tenha sido contemplada pelo presente estudo, sua relevância como item alimentar para os peixes analisados sugere sua ampla disponibilidade no reservatório. Algumas características reprodutivas de *M. amazonicum* e *L. fortunei*, tais como reprodução contínua, fecundidade alta e larvas planctônicas, as tornam aptas para ocupar ambientes que sofreram alterações no regime hidrológico, como os

reservatórios, nos quais ambas as espécies podem alcançar abundância elevada (BIALETZKY et al., 1997; TAKEDA et al., 2003; MAGALHÃES et al., 2005; SILVA, 2010; CALLISTO et al., 2014). Adicionalmente, a maior entrada de luz na coluna d'água promovida pela sedimentação estimula a produção de macrófitas (THOMAZ, 2002) que estruturam o ambiente favorecendo o desenvolvimento de espécies como *M. amazonicum* (ODINETZ-COLLART; MOREIRA, 1993) e *L. fortunei* (MICHELAN et al., 2014), além de diversos peixes (PELICICE; AGOSTINHO; THOMAZ, 2005). Dessa maneira, as novas condições ambientais criadas pela formação do reservatório parecem contribuir para o estabelecimento de espécies não nativas que, por atuarem como presas promoveram novas interações entre espécies, que por sua vez alteraram a estruturação trófica do sistema aqui analisado.

Com relação ao reservatório de Funil, a diferença encontrada na composição de macroinvertebrados, em relação à Volta Grande, sugere que estes ambientes possuem características particulares, as quais promovem ofertas de alimento distintas para sua ictiofauna. Além da introdução de espécies que pode influenciar a composição da fauna bentônica (DARRIGRAN et al., 1998), características como morfologia, presença de tributários, atividades humanas e tipo de operação da usina podem ser responsáveis pelas diferenças na composição de macroinvertebrados bentônicos entre reservatórios (SANTOS et al., 2016). Devido a sua dispersão limitada, estes organismos são diretamente dependentes das características locais do ambiente (CALLISTO et al., 2005; BEHREND et al., 2012), sendo comum comunidades vizinhas exibirem diferenças na composição de espécies (POFF, 1997). Como resultado, os recursos alimentares a serem explorados pelos peixes bentônicos também variam entre estes ambientes (SMITH, 2004) e podem contribuir para as diferenças na estruturação trófica da ictiofauna. Embora as análises do presente estudo tenham evidenciado a presença de presas não nativas, tal como *M. amazonicum*, na dieta dos peixes em Funil, o mesmo foi menos representativo em termos de consumo, quando comparado a Volta Grande. De maneira geral, peixes predadores exploram presas menores, tais como *M. amazonicum*, quando as mesmas estão em maior abundância e disponibilidade (NEVES et al., 2015) mas, para compensar o custo energético o número destas presas deve ser substancialmente maior em relação a presas maiores (BOZZA; HAHN, 2010), conforme explicado pela teoria de forrageio ótimo (PYKE, 1984). Neste contexto, a abundância de peixes presas em Funil, tais como *Astyanax* spp. pode estar suprimindo a dieta dos piscívoros e por esta razão *M. amazonicum*, uma presa menor, foi menos explorado por estes peixes. Um padrão semelhante pode ter ocorrido com o bivalve *C. fluminea* que, embora seja um componente da fauna

bentônica do reservatório de Funil, esta espécie não esteve entre as mais abundantes e o seu consumo por peixes foi restrito a uma única espécie.

Por meio das análises isotópicas dos peixes comuns entre os reservatórios analisados, foi possível identificar três constatações. A primeira, diz respeito aos piscívoros *H. intermedium* e *C. piquiti* que, embora tenham apresentado composições isotópicas de Nitrogênio similares nos dois reservatórios, por se alimentarem quase que exclusivamente do camarão *M. amazonicum* em Volta Grande, estes peixes apresentaram níveis de Carbono mais enriquecidos. Análises isotópicas deste camarão em Volta Grande demonstraram que a espécie deriva sua energia de fontes de Carbono mais enriquecidas (ROSA, 2018), semelhante ao evidenciado aqui pela amplitude isotópica de alguns de seus principais consumidores. No entanto, em Funil, estes piscívoros apresentaram assinaturas isotópicas de Carbono significativamente menos enriquecidas e dentro da amplitude isotópica de peixes pequenos, tais como *Astyanax* spp., sugerindo que estes foram suas principais fontes de Carbono. A elevada abundância das espécies de *Astyanax* observada neste reservatório pode sugerir a disponibilidade destes peixes aos piscívoros *H. intermedium* e *C. piquiti*. Ambas as espécies apresentam hábitos alimentares carnívoros com forte tendência à piscivoria, se alimentando de crustáceos e outros invertebrados quando jovens, mas com tendência ao consumo de peixes quando adulto (ALVIM; PERET, 2004; MARTO; AKAMA; PELICICE, 2015). No entanto, no reservatório de Volta Grande, um sistema submetido a distúrbios que podem provocar alterações na disponibilidade de peixes presas (e.g. introdução de piscívoros *Cichla* spp.; PELICICE; AGOSTINHO, 2009), os piscívoros parecem mudar suas dietas compostas predominantemente por peixes para o consumo de invertebrados. O hábito alimentar piscívoro é obrigatório para alguns peixes, mas oportunista para outros capazes de se beneficiar com a densidade elevada de uma determinada presa (NOVAKOWSKY; HAHN; FUGI, 2007). Vale ressaltar, que a abundância de peixes presa, tais como as espécies de *Astyanax*, são bastante reduzidas no reservatório de Volta Grande (BECKER et al., 2016), possivelmente devido ao extenso período de exposição à piscívoros não nativos introduzidos ao longo de décadas neste sistema. Neste contexto, o camarão não nativo pode desempenhar um importante papel como fonte de energia alternativa para o sustento de piscívoros oportunistas nativos (i.e. *H. intermedium*) e não nativos (i.e. *P. squamosissimus* e *Cichla* spp.).

A segunda sugere que os anostomídeos nativos *L. friderici* e *S. nasutus*, devido à ingestão de grandes proporções de mexilhões dourados em Volta Grande, ou seja, fontes de Nitrogênio mais enriquecidas em relação aos vegetais ingeridos em Funil, estes peixes

ocuparam diferentes níveis tróficos em cada sistema. Resultados semelhantes foram observados em análises isotópicas do tecido de outras espécies de peixes e táxons nativos, para os quais devido a mudanças na dieta causadas por invasões biológicas, atualmente ocupam diferentes níveis tróficos (VANDE ZANDEN; CASSELMAN; RASMUSSEN, 1999; TILLBERG et al., 2007; LOCKE et al., 2014; WOOD et al., 2017). No presente estudo, por se alimentarem de um organismo filtrador, os anostomídeos derivaram a maior parte de sua energia da coluna d'água, sendo que em Funil, na ausência de *L. fortunei*, estes peixes consumiram organismos embebidos em redes tróficas litorâneas, assim derivaram a maior parte de sua energia desta via. De maneira similar na América do Norte, o mexilhão zebra *Dreissena polymorpha*, um invasor filtrador assim como o mexilhão dourado, têm sido responsável por conectar espécies litorâneas de peixes e cágados a vias energéticas pelágicas, semelhante ao observado no presente estudo (BULTÉ; BLOUIN-DEMERS, 2008; LOCKE et al., 2014). Dessa maneira, via consumo adicional de bivalves invasores, agora as espécies de peixes litorâneas podem compartilhar energia proveniente da coluna d'água, evidenciando o impacto *L. fortunei* na dinâmica energética da rede trófica analisada.

Por fim, a terceira constatação nos permitiu inferir que, devido às espécies de *Astyanax* não consumirem presas não nativas e, assumindo que estes invasores não interferem na disponibilidade de suas presas naturais, independente do ambiente analisado, estes peixes não diferem em sua composição isotópica. As espécies de *Astyanax* são consideradas flexíveis no uso de recursos alimentares e têm sido descritas na literatura como oportunistas com elevada plasticidade alimentar (MANNA; REZENDE; MAZZONI, 2012). Estudos de ecologia trófica em reservatórios demonstraram a predominância de recursos alóctones, particularmente insetos e plantas superiores, na dieta das espécies de *Astyanax* (LUZ-AGOSTINHO et al., 2006; LOUREIRO-CRIPPA; HAHN, 2006). Dessa maneira, a habilidade em explorar recursos alóctones exibida pelas espécies de *Astyanax* nos reservatórios analisados, pode ter contribuído para que as mesmas não fossem afetadas pela presença de presas não nativas. Todavia, na região sul do Brasil, estudos em um sistema de lagoas costeiras detectaram a ingestão de mexilhão dourado por *A. fasciatus*, sendo o mexilhão considerado o item principal da sua dieta (LOPES; VIEIRA, 2012). Os autores sugeriram que a elevada abundância do mexilhão dourado no sistema e o oportunismo trófico de *A. fasciatus* favoreceram tal interação. No entanto, mesmo com o mexilhão dourado sendo um dos macroinvertebrados bentônicos mais abundantes no reservatório de Volta Grande (CALLISTO et al., 2014;

presente estudo), indícios de uma interação trófica com *A. fasciatus* não foram observados, sugerindo que outros fatores também podem influenciar este comportamento.

5 CONCLUSÃO

Em conclusão, os resultados obtidos sugerem que espécies de presas não nativas podem desempenhar um papel importante na cadeia trófica de reservatórios como sendo fonte principal de energia para espécies de peixes. Conseqüentemente, conforme demonstrado pelas análises isotópicas, as novas interações entre espécies proporcionadas pela incorporação destas presas à rede trófica podem alterar a importância das fontes de energia disponíveis para os peixes no reservatório. O estudo comparativo entre sistemas invadidos e não invadidos, mas com comunidades de peixes semelhantes, possibilitou condições de referência para a avaliação dos efeitos e, portanto, foi uma estratégia eficaz na detecção dos impactos causados pela introdução de presas não nativas. Adicionalmente, tendo em vista que presas não nativas podem afetar peixes predadores nativos tanto positiva quanto negativamente (PODDUBNYI, 1966; GUAN; WILES, 1997; FRENCH; BUR, 1996; MAGOULICK; LEWIS, 2002; PEAY et al., 2009; WOOD et al., 2017), estudos com foco nos aspectos populacionais dos peixes consumidores podem produzir informações importantes para o manejo adequado dos ambientes recipientes de espécies não nativas.

REFERÊNCIAS

- ALVIM, M. C. C.; PERET, A. C. Food resources sustaining the fish fauna in a section of the upper São Francisco River in Três Marias, MG, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**. v. 64, n. 2, p. 195-202, 2004.
- BARRIE, A.; PROSSER, S. J. Automated analysis of light–element stable isotopes by isotope ratio mass spectrometry. In: T.W. BOUTTON; S. YAMSAHI (Eds.). **Mass spectrometry of soils**. Marcel Dekker, New York, p. 1-46, 1996.
- BEHREND, R. D. L.; TAKEDA, A. M.; GOMES, L. C.; FERNANDES, S. E. P. Using oligochaeta assemblages as an indicator of environmental changes. **Brazilian Journal of Biology**. v. 72, p. 873-884, 2012.
- BECKER, B.; GALHARDO, B.O.S.; MACEDO, D.R.; HUGHES, R.M.; CALLISTO, M.; SANTOS, G.B. Influence of limnological zones on the spatial distribution of fish assemblages in three Brazilian reservoir. **Journal of Limnology**. v. 75, n. 1, p. 156-168, 2016.
- BIALETZKI, A.; NAKATANI, K.; BAUMGARTNER, G.; BOND BUCKUP, G. Occurrence of *Macrobrachium amazonicum* (Heller 1862) (Decapoda, Palaemonidae) in Leopoldo's inlet (Ressaco do Leopoldo), upper Paraná river, Porto Rico, Paraná, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**. v. 14, p. 379-390, 1997.
- BOLTOVSKOY, D.; CORREA, N.; CATALDO, D.; SYLVESTER, F. Dispersion and ecological impacts of the invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* in Río de la Plata watershed and beyond. **Biological Invasions**. v. 8, p. 947-963, 2006.
- BOZZA, A. N.; HAHN, N. S. Uso dos recursos alimentares por peixes imaturos e adultos de espécies piscívoras em uma planície de inundação neotropical. **Biota Neotropica**. v. 10, p. 217-226, 2010.
- BULTÉ, G.; BLOUIN-DEMERS, G. Northern map turtles (*Graptemys geographica*) derive energy from the pelagic pathway through predation on zebra mussels (*Dreissena polymorpha*). **Freshwater Biology**. v. 53, p. 497-508, 2008.
- CALLAWAY, R. M.; MAROON, J. L. What have exotic plant invasions taught us over the past 20 years? **Trends in Ecology and Evolution**. v. 21, p. 369-374, 2006.
- CALLISTO, M.; ALVES, C. B. M.; LOPES, J. M.; CASTRO, M. A. **Condições ecológicas em bacias hidrográficas de empreendimentos hidrelétricos**. Companhia Energética de Minas Gerais, Série Peixe Vivo, Belo Horizonte-MG, 261 p. 2014.
- CALLISTO, M.; GOULART, M.; BARBOSA, F. A. R.; ROCHA, O. Biodiversity assessment of benthic macroinvertebrates along a reservoir cascade in the lower São Francisco river (northeastern Brazil). **Brazilian Journal of Biology**. v. 2, p. 229-240, 2005.
- CATALDO, D. Trophic relationships of *Limnoperna fortunei* with adult fishes. In: D. BOLTOVSKOY (Ed.). **Limnoperna fortunei. The ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel**. Springer, London, p. 231-248, 2015.

CENTRO DE PREVISÃO DE TEMPO E ESTUDOS CLIMÁTICOS/INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS - CPETEC/INPE. http://www.cptec.inpe.br/clima/monit/monitor_brasil.shtml. Acesso em outubro de 2016.

DARRIGRAN, G.; MARTIN, S. M.; GULLO, B.; ARMENDARIZ, L. Macroinvertebrate associated to *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia, Mytilidae). Río de La Plata, Argentina. **Hydrobiologia**. v. 367, p. 223-230, 1998.

DWYER, G.; MORRIS, W. F. Resource-dependent dispersal and the speed of biological invasions. **American Naturalist**. v. 167, p. 165-176, 2006.

FRENCH J. R. P. III; BUR M. T. The effect of zebra mussel consumption on growth of freshwater drum in Lake Erie. **Journal of Freshwater Ecology**. v. 11, p. 283-289, 1996.

GOMES-CORRÊA, M. M. **Palemonídeos do Brasil (Crustacea, Decapoda, Natantia)**. 1977. 135 p. Dissertação (Mestrado). Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 1977.

GUAN, R.; WILES, P. Ecological impact of introduced crayfish on benthic fishes in a British lowland river. **Conservation Biology**. v. 11, p. 265-272, 1997.

HAIRSTON, N. G. Jr.; HAIRSTON, N. G. Sr. Cause effect relationships in energy flow trophic structure and interspecific interactions. **American Naturalist**. v. 142, p. 379- 411, 1993.

HYSLOP, E. J. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. **Journal of Fish Biology**. v. 17, n. 4, p. 411-429, 1980.

ISAAC, A.; FERNANDES, A.; GANASSIN, M. J. M.; HAHN, N. S. Three invasive species occurring in the diets of fishes in a Neotropical floodplain. **Brazilian Journal of Biology**. v. 74, p. 16-22, 2014.

KAWAKAMI, E.; VAZZOLER, G. Método gráfico e estimativa de índice alimentar aplicado no estudo de alimentação de peixes. **Boletim do Instituto Oceanográfico**. v. 29, n. 2, p. 205-207, 1980.

LOCKE, S. A.; BULTÉ, G.; MARCOGLIESE, D. J.; FORBES, M. R. Altered trophic pathway and parasitism in a native predator (*Lepomis gibbosus*) feeding on introduced prey (*Dreissena polymorpha*). **Oecologia**. v. 175, p. 315-324, 2014.

LOPES, M.; VIEIRA, J. Predadores potenciais para o controle do mexilhão-dourado. In: **Moluscos límnicos invasores no Brasil: biologia, prevenção e controle**. M. C. D. MANSUR; C. P. SANTOS; D. PEREIRA; I. C. P. PAZ; M. L. L. ZURITA; M. T. R. RODRIGUEZ; M. V. NEHRKE; P. E. A. BERGONCI (Org.). Redes Editora, Porto Alegre, p. 357-363, 2012.

LOUREIRO-CRIPPA, V. E.; HAHN, N. S. Use of food resources by the fish fauna of a small reservoir (rio Jordão, Brazil) before and shortly after its filling. **Neotropical Ichthyology**. v. 4, p. 357-362, 2006.

LUZ-AGOSTINHO, K. D. G.; BINI, L. M.; FUJI, R.; AGOSTINHO, A. A.; JÚLIO JR, H. F. Food spectrum and trophic structure of the ichthyofauna of Corumbá reservoir, Paraná river Basin, Brazil. **Neotropical Ichthyology**. v. 4, p. 61-68, 2006.

MAGALHÃES, C.; BUENO, S. L. S.; BOND-BUCKUP, G.; VALENTI, W. C.; SILVA, H. L. M.; KIYOHARA, F.; MOSSOLIN, E. C.; ROCHA, S. S. Exotic species of freshwater decapod crustaceans in the state of Sao Paulo, Brazil: records and possible causes of their introduction. **Biodiversity and Conservation**. v. 14, p. 1929-1945, 2005.

MAGUIRE, C.; GREY, J. Determination of zooplankton dietary shift following a zebra mussel invasion, as indicated by stable isotope analysis. **Freshwater Biology**. v. 51, p. 1310-1319, 2006.

MANNA, L. R.; REZENDE, C. F.; MAZZONI, R. Plasticity in the diet of *Astyanax taeniatus* in a coastal stream from south-east Brazil. **Brazilian Journal of Biology**. v. 72, p. 919-928, 2012.

MANSUR, M. C. D.; SANTOS, C. P.; DARRIGRAN, G.; HEYDRICHT, I.; CALLIL, C. T.; CARDOSO, F. R. Primeiros dados quail-quantitativos do mexilhão dourado, *Limnoperna fortunei* (Dunker), no Delta do Jacuí, no lago Guaíba e na Laguna dos Patos, Rio Grande do Sul, Brasil e alguns aspectos de sua invasão no novo ambiente. **Revista Brasileira de Zoologia**. v. 20, p. 75-84, 2003.

MARQUES, J. J. G. S. M.; CURI, N.; LIMA, J. M. **Recursos ambientais da Bacia do Alto Rio Grande, Minas Gerais**. 2012. 33 p. TCC (Especialização Lato Sensu em Solos e Meio Ambiente). Universidade Federal de Lavras, UFLA/FAEPE, 2002.

MARTO, V. C. O.; AKAMA, A.; PELICICE, F. M. Feeding and reproductive ecology of *Cichla piquiti* Kullander & Ferreira, 2006 within its native range, Lajeado reservoir, rio Tocantins basin. **Neotropical Ichthyology**. v. 13, n. 3, p. 625-636, 2015.

MICHELAN, T. S.; PETSCH, D. K.; PINHA, G. D.; SILVEIRA, M. J.; THOMAZ, S. M. The invasive aquatic macrophyte *Hydrilla verticillata* facilitates the establishment of the invasive mussel *Limnoperna fortunei* in Neotropical reservoirs. **Journal of Limnology**. v. 73, n. 3, p. 598-602, 2014.

NEVES, M. P.; DELARIVA, R. L.; GUIMARÃES, A. T. B.; SANCHES, P. V. Carnivory during ontogeny of the *Plagioscion squamosissimus*: a successful non-native fish in a lentic environment of the Upper Paraná River Basin. **PLoS ONE**. v. 10, p. e0141651, 2015.

NILSSON, E.; SOLOMON, C. T.; WILSON, K. A.; WILLIS, T. V.; LARGET, B.; VANDER ZANDEN, M. J. Effects of an invasive crayfish on trophic relationships in north-temperate lake food webs. **Freshwater Biology**. v. 57, p. 10-23, 2012.

NOVAKOWSKI, G. C.; HAHN, N. S.; FUGI, R. Alimentação de peixes piscívoros antes e após a formação do reservatório de Salto Caxias, Paraná, Brasil. **Biota Neotropica**. v. 7, p. 149-154, 2007.

ODINETZ-COLLART, O.; MOREIRA, L. C. Potencial pesqueiro do camarão *Macrobrachium amazonicum* na Amazônia Central (Ilha do Careiro). **Amazoniana**. v. 12, n. ¾, p. 399-413, 1993.

OLIVEIRA, M. D.; CAMPOS, M. C. S.; PAOLUCCI, E. M.; MANSUR, M. C. D.; HAMILTON, S. K. Colonization and spread of *Limnoperna fortunei* in South America. In: D. BOLTOVSKOY (Ed.). *Limnoperna fortunei. The ecology, distribution and control of a swiftly spreading invasive fouling mussel*. Springer, London, p. 333-355, 2015.

PASTORINO, G.; DARRIGRAN, G. A.; MARTÍN, S. M.; LUNASCHI, L. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae), nuevo bivalvo invasor en aguas del Río de la Plata. *Neotropica*. v. 39, p. 101-102, 1993.

PELICICE, F. M.; AGOSTINHO, A. A. Fish fauna destruction after the introduction of non-native predator (*Cichla kelberi*) in a neotropical reservoir. *Biological Invasions*. v. 11, p. 1789-1801, 2009.

PELICICE, F. M.; AGOSTINHO, A. A.; THOMAZ, S. M. Fish assemblages associated with *Egeria* in a tropical reservoir: investigating the effects of plant biomass and diel period. *Acta Oecologica*. v. 27, p. 9-16, 2005.

PEAY, S.; GUTHRIE, N.; SPEES, J.; NILSSON, E.; BRADLEY, P. The impact of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) on the recruitment of salmonid fish in a headwater stream in Yorkshire, England. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. v. 394, n. 395, p. 12, 2009.

PINNEGAR, J. K.; POLUNIN, N. V. C. Differential fractionation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Functional Ecology*. v. 13. p. 225-231, 1999.

PODDUBNYI A. G. Adaptation response of *Rutilus rutilus* to variable environmental conditions. *Biological Rab Volzhskikh Vodokhranilishch*. v. 10, p. 131-138, 1966.

POFF, N. L. Landscape filters and species traits: towards a mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*. v. 16, p. 391-409, 1997.

POST, D. M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*. v. 83, p. 703-718, 2002.

PYKE, G. H. Optimal foraging theory a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics*. v. 15, p. 523-575, 1984.

RENNIE, M. D.; SPRULES, W. G.; JOHNSON, T. B. Resource switching in fish following a major food web disruption. *Oecologia*. v. 159, p. 789-802, 2009.

ROSA, D. M.; SANTOS, G. B.; GOMES, P. L. A.; CAMPOS, M. C. S.; DIAS, J. H. P. Occurrence of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) in the fish diet from a south-eastern Brazilian reservoir. *Journal of Applied Ichthyology*. v. 31, n. 1, p. 188-191, 2015.

SANTOS, N. C. L.; SANTANA, H. S.; DIAS, R. M.; BORGES, H. L. F.; MELO, V. F.; SEVERI, W.; GOMES, L. C.; AGOSTINHO, A. A. Distribution of benthic macroinvertebrates in a tropical reservoir cascade. *Hydrobiologia*. v. 765, p. 265-275, 2016.

SILVA, C. J. **Biologia e ecologia dos camarões de água doce *Macrobrachium amazonicum* (Heller 1862) e *Macrobrachium jelskii* (Miers 1778) (Crustacea: Caridea: Palaemonoidea) no Rio Grande, região de Planura, MG.** 2010. 84 p. Tese (Doutorado). Universidade Estadual Paulista-UNESP, 2010.

SMITH, W. S. **A importância dos tributários, a influência da fragmentação artificial de rios e da introdução de espécies exóticas na comunidade de peixes dos reservatórios do Médio e Baixo Tietê.** 2004. 296 p. Tese (Doutorado). Universidade de São Paulo, 2004.

SOKAL, R. R.; ROHLF, F. J. **Biometry: the principles and practice of statistics in biological research.** 2 ed. W.H. Freeman and Company, New York, 859 p. 1981.

STRAYER, D. L.; DUDGEON, D. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. **Journal of North American Benthological Society.** v. 29, p. 344-58, 2010.

TAKEDA, A. M.; MANSUR, M. C. D.; FUJITA, D. S.; BIBIAN, J. P. R. Ocorrência da espécie invasora de mexilhão dourado, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857), em dois pequenos reservatórios próximos a Curitiba, PR. **Acta Biologica Leopoldensia.** v. 25, n. 2, p. 251-254, 2003.

TILLBERG, C. V.; HOLWAY, D. A.; LEBRUN, E. G.; SUAREZ, A. V. Trophic ecology of invasive Argentine ants in their native and introduced ranges. **Proceedings of the National Academy of Sciences.** v. 104, p. 20856-20861, 2007.

THOMAZ, S. M. Fatores ecológicos associados à colonização e ao desenvolvimento de macrófitas aquáticas e desafios de manejo. **Planta Daninha.** v. 20, p. 21-34, 2002.

TORLONI, C. E. C.; SANTOS, J. J.; CARVALHO JUNIOR, A. A.; CORRÊA, A. R. A. **A pescada-do-piauí *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) (Osteichthyes, Perciformes) nos reservatórios da Companhia Energética de São Paulo-Cesp.** CESP Série Pesquisa e Desenvolvimento, n. 84, 23 p. 1993.

WOOD, K. A.; HAYES, R. B.; ENGLAND, J.; GREY, J. Invasive crayfish impacts on native fish diet and growth vary with fish life stage. **Aquatic Sciences.** v. 79, p. 113-125, 2017.

URYU, Y.; IWASAKY, K.; HINQUE, M. Laboratory experiments on behaviour and movement of a freshwater mussel, *Limnoperna fortunei* (Dunker). **Journal of Molluscan Studies.** v. 62, p. 327-341, 1996.

VANDER ZANDEN, M. J.; CASSELMAN, J. M.; RASMUSSEN, J. B. Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. **Nature.** v. 401, p. 464-467, 1999.

VIEIRA, J. P.; LOPES, M. N. Size-selective predation of the catfish *Pimelodus pintado* (Siluriformes: Pimelodidae) on the golden mussel *Limnoperna fortunei* (Bivalvia: Mytilidae). **Zoologia.** v. 30, p. 43-48, 2013.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Com os dados obtidos na presente tese pode-se concluir que o método de controle biológico natural, ou seja, aquele que utiliza inimigos naturais de espécies invasoras, tem potencial de aplicação e se apresenta como uma estratégia de controle ambientalmente saudável para setor industrial. As evidências apresentadas aqui atentaram para o importante papel da predação, na remoção de grande biomassa de mexilhão dourado, desempenhado por um peixe nativo em ambiente confinado. Estes resultados podem subsidiar estratégias de controle alternativas do mexilhão dourado, as quais têm como princípio a não exposição dos ambientes a novas ameaças, tais como agentes químicos e espécies não nativas.

No reservatório de Volta Grande, foi possível constatar que este sistema abriga múltiplas espécies não nativas que interagem troficamente entre si, bem como com as espécies nativas. Estas interações foram responsáveis por configurar uma estruturação trófica pela qual grande parte do fluxo de energia, entre invertebrados bentônicos e peixes, é compartilhado por espécies não nativas. Adicionalmente, a elevada contribuição de fontes bentônicas para a comunidade de peixes, pode ser auxiliada pelo estabelecimento do mexilhão dourado, espécie invasora filtradora que promove o clareamento da água e, assim, pode estimular a produtividade bentônica e favorecer alguns peixes na exploração mais eficiente destes recursos. Esta hipótese pode ser suportada pelas análises comparativas com o reservatório de Funil, no qual o mexilhão dourado não ocorre e onde os peixes parecem explorar com menos eficiência os recursos alimentares bentônicos, em relação aos peixes no reservatório de em Volta Grande.

Por fim, a avaliação da participação de invertebrados não nativos como fonte de energia para a comunidade de peixes, sugere que estas espécies podem desempenhar um papel importante no reservatório de Volta Grande, substituindo presas nativas que foram suprimidas pelo barramento e por décadas de introdução de peixes carnívoros e piscívoros. Este resultado pode ajudar a responder questões ecológicas relevantes, tais como a respeito do papel desempenhado por espécies não nativas em ambientes impactados, assunto atualmente bastante debatido por especialistas em biologia de invasão.