

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS - UNESP - BOTUCATU
PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA)
NÍVEL: DOUTORADO

Efeitos da invasão de peixes amazônicos (*Plagioscion squamosissimus*, *Geophagus sveni* e *Satanoperca setepele*) sobre a ictiofauna em reservatórios da bacia do alto rio Paraná e Paraíba do Sul

Discente: Aymar Orlandi Neto

BOTUCATU – SP
Agosto/2024

Efeitos da invasão de peixes amazônicos (*Plagioscion squamosissimus*, *Geophagus sveni* e *Satanoperca setepele*) sobre a ictiofauna em reservatórios da bacia do alto rio Paraná e Paraíba do Sul

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista – UNESP, Câmpus de Botucatu, SP, como parte dos requisitos para obtenção do Título de doutor em Ciências Biológicas (Zoologia).

Orientador: Prof. Dr. Igor Paiva Ramos

Coorientador: Prof. Dr. Alexandre Ninhaus Silveira

Financiadora: FAPESP – Processo 2020/00590-6

BOTUCATU – SP

Agosto/2024

O71e	Orlandi Neto, Aymar Efeitos da invasão de peixes amazônicos (<i>Plagioscion squamosissimus</i>, <i>Geophagus sveni</i> e <i>Satanoperca setepele</i>) sobre a ictiofauna em reservatórios da bacia do alto rio Paraná e Paraíba do Sul / Aymar Orlandi Neto. -- Botucatu, 2024 109 p. : tabs., fotos, mapas Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Botucatu Orientador: Igor Paiva Ramos Coorientador: Alexandre Ninhaus Silveira 1. Invasão biológica. 2. Reservatórios fluviais. 3. Peixes. 4. Biodiversidade. 5. Ecologia. I. Título.
------	--

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp.
 Dados fornecidos pelo autor(a).

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: Efeitos da invasão de peixes amazônicos (*Plagioscion squamosissimus*, *Geophagus sveni* e *Satanoperca setepele*) sobre a ictiofauna em reservatórios da bacia do alto rio Paraná e Paraíba do Sul

AUTOR: AYMAR ORLANDI NETO

ORIENTADOR: IGOR PAIVA RAMOS

COORIENTADOR: ALEXANDRE NINHAUS SILVEIRA

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia), pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. IGOR PAIVA RAMOS (Participação Presencial)
Departamento de Biologia e Zootecnia / Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira UNESP

Profa. Dra. LILIAN CASATTI (Participação Virtual)
Departamento de Ciências Biológicas / Unesp, Câmpus de São José do Rio Preto

Pesquisador MARIO LUIS ORSI (Participação Virtual)
Departamento de Biologia Animal e Vegetal / Universidade Estadual de Londrina (UEL)

Prof. Dr. ÉDER ANDRÉ GUBIANI (Participação Virtual)
CECE - Centro de Engenharias e Ciências Exatas / Universidade Estadual do Oeste do Paraná – Unioeste – Campus Toledo

Prof. Dr. JEAN RICARDO SIMÕES VITULE (Participação Presencial)
Departamento de Engenharia Ambiental / Universidade Federal do Paraná, UFPR - Campus Curitiba

Botucatu, 30 de agosto de 2024

Amanda Regina Sanches
Assistente Administrativo II da Seção Técnica de Pós-graduação
do Instituto de Biociências

Agradecimentos

O que seria de um aluno sem seus orientadores? Igor Paiva Ramos, sempre presente, não apenas cumpriu sua função de orientador de facto, oferecendo todos os meios que me permitiram crescer como pesquisador, como também se mostrou um colega e um amigo em vários momentos nos últimos quase 10 anos. Ainda que essa seja a etapa final de nossa parceria como orientador-orientando, espero continuar sendo seu aprendiz no futuro. Também agradeço ao Hugo e João, dois parceiros na pesquisa, e sempre me norteando em minhas dúvidas mais inexperientes.

Aos meus amigos e parceiros “da faculdade pra vida”, Marcos Pelanza, Juan Et, Paulo Raposinha e Dani Cabeça, por quem, não importa a distância, o carinho e apreço se mantiveram ao longo de nossas vidas. Aos antigos colegas do Pirá, Lidi, Zé, Cibelovisque e Bruna, pela ajuda e troca de conhecimentos e opiniões sobre os assuntos mais diversos, e aos novos colegas, Pepe, Fernanda, Julia e Natália. Ao grupo de estudo do ICBiBE em Valência e ao professor Juan Balbuena, por fazerem eu me sentir à vontade em minha curta estadia com vocês. Aos amigos da Espanha, Ana, Aru, Rafa, Isa, Joyce, Mar e Ignasi, un saludo.

Aos meus pais por todo suporte, experiência e por seu amor incondicional, apoio financeiro e incentivo ao longo de toda minha jornada acadêmica, os quais tento sempre retribuir. Sou moldado por vocês e me orgulho de quem sou. Sem vocês, este trabalho não seria possível. Aos meus irmãos, que também são a base de minha vida, e que apesar das muitas brigas na infância, hoje me sustento muito por sua compreensão, paciência e pelas palavras de incentivo em momentos difíceis. Vocês são uma fonte constante de inspiração e motivação.

À seção técnica do Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas do Instituto de Biociências de Botucatu e ao Departamento de Biologia e Zootecnia de Ilha Solteira pelo apoio durante o período de meu doutorado. Aos meus amigos, colegas e familiares, os quais não citei seus nomes, mas que tiveram importância que tiveram grande importância nessa jornada. O presente trabalho foi realizado com apoio da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), Brasil. Processo nº 2020/00590-6”

A todos, o meu agradecimento!

Sumário

Introdução Geral.....	7
Referências Bibliográficas.....	11
CAPÍTULO I – Impactos de longo termo de um predador invasor na diversidade de assembleias de peixes em um reservatório neotropical	17
Introdução.....	17
Material e Métodos.....	20
Resultados.....	24
Discussão	30
Referências	34
CAPÍTULO II - Impactos de uma espécie invasora de ciclídeo em reservatórios neotropicais sobre espécies funcional e filogeneticamente relacionadas.....	42
Introdução.....	42
Material e Métodos.....	45
Resultados.....	48
Discussão	56
Referências	60
CAPÍTULO III – Efeitos na estrutura da fauna de peixes podem ser prenunciados pelo nível trófico da espécie introduzida?	67
Introdução.....	68
Material e métodos	70
Resultados.....	74
Discussão	77
Referências	82
CONSIDERAÇÕES FINAIS	90
MATERIAL SUPLEMENTAR	91

Resumo Geral

A invasão biológica pode resultar em perdas taxonômicas, funcionais e de importantes serviços ecossistêmicos, prejudicando os setores econômicos e compartimentos ecológicos. Nesse contexto, em reservatórios neotropicais formados pela construção de usinas hidrelétricas existem lacunas sobre os efeitos da invasão de espécies não-nativas, tais como *Geophagus sveni*, *Satanoperca setepele* e *Plagioscion squamosissimus*, sobre a ictiofauna local. Dessa forma, o presente estudo testou se: (1) a estrutura e composição da assembleia de peixes em reservatório da bacia do rio Paraíba do Sul foram alteradas após a introdução e invasão de *P. squamosissimus*; (2) a estrutura e composição da assembleia de peixes em reservatórios da bacia do alto rio Paraná foram alteradas após a introdução e invasão de *G. sveni* e *S. setepele*; (3) a perda de espécies nativas e o potencial invasivo variam conforme a posição trófica da espécie invasora. Foram utilizados dados do monitoramento ictiológico de longo prazo (1992-2016) realizado em 17 locais de coleta nos reservatórios de Ilha Solteira, Três Irmãos, Jupia, Porto Primavera (bacia do alto Paraná) e Jaguari (bacia do Paraíba do Sul), no sudeste brasileiro. Foram feitas correlações dos índices ecológicos taxonômicos, funcionais e filogenéticos com a abundância do invasor, bem como a abundância dos invasores com seus possíveis competidores. Também foram realizadas análises de risco pela ferramenta AS-ISK, que fornece a categorização ao risco de invasividade (baixo, médio e alto) para as espécies avaliadas em determinados sistemas. Foi observado que ambas as espécies se tornaram abundantes e dominantes nos reservatórios invadidos e apresentaram pontuações de alto risco de invasividade. Constatamos que *P. squamosissimus* causou efeitos negativos mais notáveis na ictiofauna no reservatório do Jaguari, enquanto *G. sveni* e *S. setepele* não alteraram a estrutura da ictiofauna na bacia do alto rio Paraná, embora não possamos descartar a possibilidade de que essas espécies tenham tido algum impacto que não foi detectado com os dados disponíveis. *Plagioscion squamosissimus* provavelmente interagiu com a comunidade por meio de interações antagônicas como a predação e competição, remodelando a comunidade de peixes por meio da perda/extirpação e modulação populacional de espécies, ou por ambos os mecanismos. Efeitos negativos da invasão de *G. sveni* foram registrados pelo declínio da população nativa de espécie congênica *Geophagus brasiliensis*. Tal declínio pode ter sido possivelmente devido à proximidade funcional e filogenética entre as espécies. De maneira geral, o aumento da abundância de piscívoros não-nativos mostrou ter efeitos negativos mais fortes na estrutura taxonômica nativa do que os onívoros. Nossos resultados indicam que essa abordagem pode ser uma ferramenta eficaz, para fornecer um nível adicional de triagem de risco para gestores de espécies não-nativas e fornecer informações valiosas aos tomadores de decisão.

Palavras-chave: Invasão biológica; Reservatórios neotropicais; Peixes introduzidos; Piscívoro; Onívoro; Biodiversidade nativa

Abstract

Biological invasion can result in taxonomic and functional losses, as well as losses of important ecosystem services, harming economic sectors and ecological compartments. In this context, in Neotropical reservoirs formed by the construction of hydroelectric plants, there are gaps in knowledge about the effects of the invasion of non-native species, such as *Geophagus sveni*, *Satanoperca setepele* and *Plagioscion squamosissimus*, on the local ichthyofauna. Thus, the present study tested whether: (1) the structure and composition of the fish assemblage in a reservoir in the Paraíba do Sul River basin were altered after the introduction and invasion of *P. squamosissimus*; (2) the structure and composition of the fish assemblage in reservoirs in the upper Paraná River basin were altered after the introduction and invasion of *G. sveni* and *S. setepele*; (3) the loss of native species and the invasive potential vary according to the trophic position of the invasive species. Data from long-term ichthyological monitoring (1992-2016) carried out at 17 collection sites in the reservoirs of Ilha Solteira, Três Irmãos, Jupia, Porto Primavera (upper Paraná basin) and Jaguari (Paraíba do Sul basin), in southeastern Brazil, were used. Correlations of taxonomic, functional and phylogenetic ecological indices were made with the abundance of the invader, as well as the abundance of invaders with their possible competitors. Risk analyses were also performed using the AS-ISK tool, which provides categorization of the invasiveness risk (low, medium and high) for the species evaluated in certain systems. It was observed that both species became abundant and dominant in the invaded reservoirs and presented high invasiveness risk scores. We found that *P. squamosissimus* caused more notable negative effects on the ichthyofauna in the Jaguari Reservoir, while *G. sveni* and *S. setepele* did not alter the ichthyofauna structure in the upper Paraná River basin, although we cannot rule out the possibility that these species have had some impact that has not been detected with the available data. *Plagioscion squamosissimus* probably interacted with the community through antagonistic interactions such as predation and competition, reshaping the fish community through species loss/extirpation and population modulation, or both mechanisms. Negative effects of the invasion of *G. sveni* were recorded by the decline of the native population of the congeneric species *Geophagus brasiliensis*. Such decline may have been possibly due to the functional and phylogenetic proximity between the species. In general, the increase in the abundance of non-native piscivores showed stronger negative effects on the native taxonomic structure than omnivores. Our results indicate that this approach can be an effective tool to provide an additional level of risk screening for non-native species managers and provide valuable information to decision makers.

Keywords: Biological invasion; Neotropical reservoirs; Introduced fish; Piscivore; Omnivore; Native biodiversity

Introdução Geral

A biodiversidade de peixes no mundo é ampla, com 36.740 espécies descritas, das quais aproximadamente 18.700 (23% de todos os vertebrados) habitam ambientes de água doce, que constituem apenas 0,01% do volume total de água do planeta (Pelayo-Villamil et al., 2015; Fricke, Eschmeyer & Van der Laan, 2024). No Brasil, cerca de 3.600 dessas espécies contribuem para a rica e diversa ictiofauna do país (Froese & Pauly, 2024), distribuídas em diversos biomas e ecorregiões (Buckup et al., 2007; Santos, 2018). Essa riqueza biológica destaca a importância do Brasil nos debates internacionais sobre conservação, consolidando-o como um ator crucial na negociação de metas globais de preservação (Scarano et al., 2012).

Tal riqueza na fauna de peixes em ambientes dulcícolas está estreitamente ligada aos serviços ecossistêmicos, que incluem a provisão de pescados, a controle de doenças, a purificação da água, atividades de recreação, entre outros (Holmlund, & Hammer, 1999; Lynch et al., 2016). No entanto, a introdução de espécies não-nativas pode resultar em perdas funcionais e taxonômicas, além de impactar negativamente serviços ecossistêmicos e causar prejuízos econômicos e ecológicos (Villegér et al., 2017; Leal et al., 2021). Espécies não-nativas são aquelas que vivem fora de suas áreas de distribuição natural (Vitule et al., 2019), e suas introduções podem ser especialmente problemáticas em países com dimensões continentais, como o Brasil e a China (Frehse et al., 2016; Kang et al., 2017; Rocha et al., 2023). Os impactos negativos incluem a diminuição da riqueza, densidade e distribuição de populações nativas, além do declínio da pesca de subsistência (Pelicice & Agostinho, 2009; Vitule et al., 2012; Pelicice et al., 2017; Rodrigues et al., 2018; Doria et al., 2020; Franco et al., 2022).

No Brasil, a construção de diversas barragens, modificou profundamente a paisagem de diversos sistemas fluviais, alterando as condições físicas, químicas, geomorfológicas e hidrológicas dos rios (Agostinho et al., 2016; Duponchelle et al., 2021). Tais mudanças exercem forte pressão seletiva sobre as comunidades aquáticas pré-existentes, pois nem todas as espécies podem colonizar ou manter populações autossustentáveis nesse novo sistema (Agostinho et al. 2007), favorecendo a invasão e estabelecimento de espécies não-nativas (Pelicice et al., 2013; Agostinho et al., 2016; Ruaro et al., 2019). Assim, aumentando taxa de introdução de peixes aumentou rapidamente a partir dos anos 1980, impulsionada principalmente por programas de estocagem de peixes e aquicultura, para mitigar os impactos das represas nos recursos pesqueiros (Vitule, 2009; Agostinho et al., 2015; Queiroz-Sousa et al., 2018). Até 1990, as espécies não-nativas eram predominantes nos programas de estocagem nas regiões Sul e Sudeste do Brasil (Agostinho et al., 2007). Exemplos notáveis incluem a tilápia-do-Nilo (*Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758)), promovida por órgãos estaduais e pisciculturas, e a introdução de espécies para aquarismo, como *Dawkinsia arulius* (Jerdon, 1849) e *Poecilia velifera* (Regan, 1914) (Magalhães & Vitule, 2013; Pelicice et al., 2017; Bezerra et al., 2019).

Um exemplo significativo é a bacia do rio Paraná, onde a construção da Usina Hidrelétrica de Itaipu inundou as Cataratas das Sete Quedas. Tal modificação, além da introdução intencional de diversas espécies de outras ecorregiões brasileiras (Garcia et al., 2018), permitiu a disseminação de várias espécies do Baixo Paraná para o Alto Paraná (Langeani et al., 2007; Pelicice et al., 2017). Outro exemplo é a bacia do rio Paraíba do Sul, vizinha a bacia do Alto Paraná, também é impactada por ações antropogênicas principalmente nas áreas da porção paulista, resultando em um mosaico complexo, composto por pastagens e áreas urbanas (Marques et al., 2021). Nessa bacia, concentra-se a maior criação de peixes ornamentais da América do Sul, que atende mais de 70% da demanda brasileira por peixes de aquário (Magalhães et al., 2021). Enquanto a bacia do rio Paraná apresenta um número maior de espécies não-nativas ($n = 116$), a bacia do Paraíba do Sul tem a maior porcentagem de espécies introduzidas em relação ao conjunto de regional de nativas (43%) (Bueno et al., 2021).

Sendo a biodiversidade e serviços ecossistêmicos fundamentais para o bem-estar humano e sustentabilidade ambiental (Cucherousset & Olden, 2011; Bernery et al., 2023), compreender os mecanismos e impactos das invasões biológicas é crucial para a gestão e conservação dos ecossistemas aquáticos, especialmente em um país megadiverso como o Brasil (Bezerra et al., 2019; Rocha et al., 2023). A variação temporal no impacto ecológico pode ocorrer por meio de abundâncias populacionais invasoras, muitas vezes variando com o tempo desde sua introdução (Vilizzi et al., 2021). Assim, espécies invasoras podem levar décadas para mostrar seus impactos, podendo inicialmente ser subestimadas (Courchamp et al., 2017), e avaliar e comparar os impactos de espécies não-nativas de diferentes grupos tróficos é essencial para entender seus efeitos em diversos níveis biológicos dos ecossistemas nativos (Bernery et al., 2023). Os efeitos tendem a ser negativos na diversidade de espécies que ocupam o mesmo nível trófico, enquanto tendem a ser positivos ou neutros na diversidade de espécies em níveis tróficos mais altos (a "hipótese da posição trófica relativa"; Thomsen et al., 2014; Bradley et al., 2019).

Predadores introduzidos podem substituir ou diminuir abundância de espécies nativas do mesmo nível trófico pela predação intra-guilda ou competição, deslocando-os de habitats ideais, além de diminuir a diversidade de níveis tróficos mais baixos pela pressão predatória, simplificando estrutura da cadeia alimentar (Bøhn et al., 2008; David et al., 2017). Uma vez que todas as espécies exercem o papel de predador ou presa nas redes alimentares, a estrutura da comunidade também pode ser controlada alternativamente pelo consumo na interação predador-presa ou pela produção e disponibilidade de recursos (Hairston Jr. & Hairston, 1993; Thomsen et al., 2014). Quando a estrutura da comunidade de peixes é dominada pela interação predador-presa, denomina-se o efeito cascata “top-down”, em contraste, no domínio da produção e disponibilidade de recursos, têm-se o efeito cascata

“bottom-up” (Mcqueen et al., 1989; Ware & Thomson, 2005). Em sistemas aquáticos oligotróficos, o efeito “top-down” sobre a estrutura da comunidade tende a ter maior dominância do que nos sistemas eutróficos (Mcqueen et al., 1989), pois espécies piscívoras se beneficiam da alta disponibilidade de peixes pequenos e sedentários nos reservatórios (Agostinho et al., 2016), além do estímulo da habilidade sensorial da visão praticado no forrageamento (Hahn et al., 2008; Franco et al., 2022).

A corvina *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840), nativa da bacia Amazônica, foi introduzida inicialmente no Nordeste do Brasil nos anos de 1940 e em diversas bacias do Sudeste na década de 1960 por programas de estocagem de peixes (Agostinho et al., 2007; Queiroz-Sousa, et al., 2018). Em todos os ambientes obteve sucesso, estando entre as espécies dominantes em vários reservatórios, sendo, em alguns, uma das principais espécies para pesca comercial (Agostinho et al., 2007). A espécie apresenta hábito alimentar considerado carnívoro, com a dieta da fase larval composta por diversos insetos aquáticos e na fase juvenil consumindo principalmente camarão (Neves et al., 2015), e quando adultos consumindo predominantemente peixes de pequeno a médio porte (e.g. *Astyanax* sp., *Gymnotus* sp. e *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1837)) (De Almeida et al., 1997; Bennemann et al., 2006).

Embora os peixes carnívoros são considerados os invasores potencialmente mais bem-sucedidos, peixes considerados de menor nível trófico, porém generalistas, também podem se favorecer a invasão biológica devido a plasticidade alimentar (Gido & Franssen, 2007; Agostinho et al., 2015; Tonella et al., 2018). Por exemplo, o porquinho *Geophagus sveni* Lucinda, Lucena & Assis, 2010 é um ciclídeo de pequeno porte (< 20 cm), nativo da bacia Araguaia-Tocantins, e teve seu primeiro registro no rio Tietê em meados dos anos 2000 (Moretto et al., 2008). Desde então foi considerada uma espécie não-nativa estabelecida na bacia do alto rio Paraná (Gois et al., 2015), muito atribuído a sua estratégia de oportunismo trófico. Em reservatórios da bacia do alto rio Paraná seus hábitos alimentares demonstram um amplo aspecto consumindo preferencialmente insetos aquáticos, moluscos, detritos e plantas aquáticas (Gois et al., 2015; Kliemann et al., 2018; Orlandi Neto et al., 2024).

A longo prazo, as respostas das espécies introduzidas de diferentes posições na estrutura trófica, como é o caso de *P. squamosissimus* e *G. sveni* mencionadas acima, e seus ambientes invadidos são pouco estudadas e/ou comparadas, apresentando um desafio para prever os efeitos crônicos de uma invasão (Ricciardi & MacIsaac, 2011; Tonella et al., 2018). Utilizando dados de monitoramento pesqueiro do ano de 1992 até 2016 dos reservatórios de Ilha Solteira, Jupiá, Porto Primavera e Três Irmãos da bacia do Alto rio Paraná, e no reservatório de Jaguari da bacia do rio Paraíba do Sul (Figura 1, Material Suplementar Quadro 1), nós investigamos o potencial modificador dessas duas espécies não-nativas sobre a composição e estrutura da ictiofauna nos reservatórios e testamos se: (1) a estrutura

e composição da assembleia de peixes em reservatório da bacia do rio Paraíba do Sul foram alteradas após a introdução e invasão de *P. squamosissimus* (corvina); (2) a estrutura e composição da assembleia de peixes em reservatórios da bacia do alto rio Paraná foram alteradas após a introdução e invasão de *G. sveni* (porquinho); (3) a perda de espécies nativas local e o potencial invasivo variam de acordo com a posição trófica (ou guilda trófica) da espécie não-nativa invasora. Na presente tese, cada uma dessas hipóteses foi desenvolvida como um capítulo distinto.

1. A estrutura e composição da assembleia de peixes em reservatório da bacia do rio Paraíba do Sul foram alteradas após a introdução e invasão de *P. squamosissimus* (corvina) – Capítulo 1

2. A estrutura e composição da assembleia de peixes em reservatórios da bacia do alto rio Paraná foram alteradas após a introdução e invasão de *G. sveni* (porquinho) e *S. setepele* – Capítulo 2

3. A perda de espécies nativas local e a invasividade variam de acordo com a posição trófica (ou guilda trófica) da espécie não-nativa invasora – Capítulo 3.

A inclusão de *S. setepele* foi devida a verificação de sua introdução concomitante à de *G. sveni* na bacia do Alto rio Paraná. Sendo assim, o estudo focou-se em avaliar os efeitos temporais da invasão das espécies de peixes não-nativos *P. squamosissimus* e *G. sveni*, bem como da espécie adicional *S. setepele* sobre a ictiofauna em diferentes reservatórios neotropicais. Além disso, investigou-se se a posição do invasor na estrutura trófica influencia seu potencial de invasividade e na perda de riqueza e diversidade de espécies nativas. Tais avaliações foram realizadas por meio da composição e índices ecológicos taxonômicos, funcionais e filogenéticos da estrutura da assembleia de peixes em reservatórios neotropicais, durante o processo de invasão de *P. squamosissimus* e *G. sveni*, e verificação de possíveis variações temporais da abundância local e de potenciais competidores em relação à abundância de tais invasores. Posteriormente, serão verificamos possíveis perdas da diversidade local das espécies nativas em decorrência de suas respectivas invasões e, iremos caracterizar e comparar a invasividade de *P. squamosissimus* e *G. sveni*.

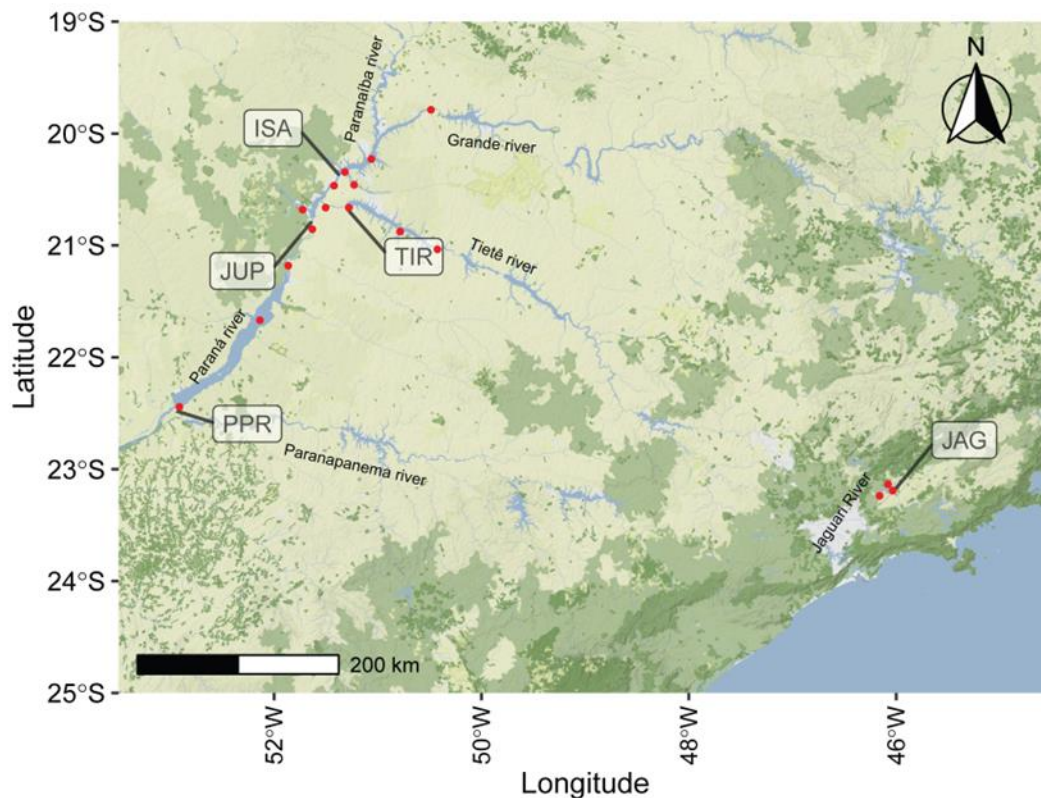


Figura 1. Área de estudo do trabalho, com localização dos 17 pontos amostrais (pontos vermelhos) em reservatórios da bacia do Alto rio Paraná (ISA – Ilha Solteira, TIR – Três Irmãos, JUP – Jupia e PPR – Porto Primavera) e bacia do rio Paraíba do Sul (JAG – Jaguari) no estado de São Paulo, Sudeste do Brasil.

Referências Bibliográficas

- Agostinho, A. A., Gomes, L. C., & Pelicice, F. M. (2007). *Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil*.
- Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Santos, N. C., Ortega, J. C., & Pelicice, F. M. (2016). Fish assemblages in Neotropical reservoirs: Colonization patterns, impacts and management. *Fisheries Research*, 173, 26-36.
- Agostinho, A. A., Suzuki, H. I., Fugi, R., Alves, D. C., Tonella, L. H., & Espindola, L. A. (2015). Ecological and life history traits of *Hemiodus orthonops* in the invasion process: Looking for clues at home. *Hydrobiologia*, 746(1), 415-430.
- Bennemann, S. T., Capra, L. G., Galves, W., & Shibatta, O. A. (2006). Dinâmica trófica de *Plagioscion squamosissimus* (Perciformes, Sciaenidae) em trechos de influência da represa Capivara (rios Paranapanema e Tibagi). *Iheringia. Série Zoologia*, 96(1), 115-119.

- Bernery, C., Bellard, C., Courchamp, F., Brosse, S., Gozlan, R. E., Jarić, I., ... & Leroy, B. (2022). Freshwater fish invasions: A comprehensive review. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 53(1), 427-456.
- Bezerra, L. A. V., Freitas, M. O., Daga, V. S., Occhi, T. V. T., Faria, L., Costa, A. P. L., Padial, A. A., Prodocimo, V., & Vitule, J. R. S. (2019). A network meta-analysis of threats to South American fish biodiversity. *Fish and Fisheries*.
- Bøhn, T., Amundsen, P. A., & Sparrow, A. (2008). Competitive exclusion after invasion? *Biological Invasions*, 10, 359-368.
- Bradley, B. A., Laginhas, B. B., Whitlock, R., Allen, J. M., Bates, A. E., Bernatchez, G., ... & Sorte, C. J. (2019). Disentangling the abundance–impact relationship for invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(20), 9919-9924.
- Buckup, P. A., Menezes, N. A., & Ghazzi, M. S. (2007). *Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil*. Rio de Janeiro: Museu Nacional.
- Bueno, M. L., Magalhães, A. L. B., Andrade Neto, F. R., Alves, C. B. M., Rosa, D. D. M., Junqueira, N. T., ... & Zenni, R. D. (2021). Alien fish fauna of southeastern Brazil: species status, introduction pathways, distribution and impacts. *Biological Invasions*, 23(10), 3021-3034.
- Courchamp, F., Fournier, A., Bellard, C., Bertelsmeier, C., Bonnaud, E., Jeschke, J. M., & Russell, J. C. (2017). Invasion biology: specific problems and possible solutions. *Trends in ecology & evolution*, 32(1), 13-22.
- Cucherousset, J., & Olden, J. D. (2011). Ecological impacts of nonnative freshwater fishes. *Fisheries*, 36(5), 215-230.
- David, P., Thebault, E., Anneville, O., Duyck, P. F., Chapuis, E., & Loeuille, N. (2017). Impacts of invasive species on food webs: A review of empirical data. *Advances in Ecological Research*, 56, 1-60.
- De Almeida, V. L. L., Hahn, N. S., & Vazzoler, A. D. M. (1997). Feeding patterns in five predatory fishes of the high Paraná River floodplain (PR, Brazil). *Ecology of Freshwater Fish*, 6(3), 123-133.
- Doria, C. R. C., Dos Santos Catâneo, D. T. B., Torrente-Vilara, G., & Vitule, G. R. S. (2020). Is there a future for artisanal fishing in the Amazon? The case of *Arapaima gigas*. *Management of Biological Invasions*, 11.
- Duponchelle, F., Isaac, V. J., Rodrigues Da Costa Doria, C., Van Damme, P. A., Herrera-r, G. A., Anderson, E. P., ... & Castello, L. (2021). Conservation of migratory fishes in the Amazon basin. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 31(5), 1087-1105.
- Franco, A. C. S., Petry, A. C., García-Berthou, E., & dos Santos, L. N. (2022). Invasive peacock basses (*Cichla* spp.) and decreased abundance of small native fish in Brazilian reservoirs. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 32(11), 1852-1866.

- Frehse, F. A., Braga, R. R., Nocera, G. A., & Vitule, J. R. S. (2016). Non-native species and invasion biology in a megadiverse country: Scientometric analysis and ecological interactions in Brazil. *Biological Invasions*, 18(12), 3713-3725.
- Fricke, R., Eschmeyer, W. N., & Van der Laan, R. (Eds.). (2024). *Eschmeyer's Catalog Of Fishes: Genera, Species, References*. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>
- Froese, R. & D. Pauly. Editors. 2024. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, (08/2024).
- Garcia, D. A. Z., Vidotto-Magnoni, A. P., & Orsi, M. L. (2018). Diet and feeding ecology of non-native fishes in lentic and lotic freshwater habitats. *Aquatic Invasions*, 13(4), 565-573.
- Gido, K. B., & Franssen, N. R. (2007). Invasion of stream fishes into low trophic positions. *Ecology of Freshwater Fish*, 16(3), 457-464.
- Gois, K. S., Pelicice, F. M., Gomes, L. C., & Agostinho, A. A. (2015). Invasion of an Amazonian cichlid in the Upper Paraná River: facilitation by dams and decline of a phylogenetically related species. *Hydrobiologia*, 746, 401-413.
- Hahn, N. S., Loureiro, V. E., & Delariva, R. L. (2008). Atividade alimentar da curvina *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) (Perciformes, Sciaenidae) no rio Paraná. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 21, 309-314.
- Hairston, N. G. Jr., & Hairston, N. G. Sr. (1993). Cause-effect relationships in energy flow, trophic structure, and interspecific interactions. *The American Naturalist*, 142(3), 379-411.
- Holmlund, C. M., & Hammer, M. (1999). Ecosystem services generated by fish populations. *Ecological Economics*, 29(2), 253-268.
- Kang, B., Huang, X., Li, J., Liu, M., Guo, L., & Han, C. C. (2017). Inland fisheries in China: Past, present, and future. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 25(4), 270-285.
- Kliemann, B. C. K., Delariva, R. L., De Arruda Amorim, J. P., Da Silva Ribeiro, C., Da Silva, B., Silveira, R. V., & Ramos, I. P. (2018). Dietary changes and histophysiological responses of a wild fish (*Geophagus cf. proximus*) under the influence of tilapia cage farm. *Fisheries Research*, 204, 337-347.
- Langeani, F., Castro, R. M. C., Oyakawa, O. T., Shibatta, O. A., Pavanelli, C. S., & Casatti, L. (2007). Diversidade da ictiofauna do Alto Rio Paraná: composição atual e perspectivas futuras. *Biota Neotropica*, 7, 181-197.
- Leal, L. B., Hoeinghaus, D. J., Compson, Z. G., Agostinho, A. A., Fernandes, R., & Pelicice, F. M. (2021). Changes in ecosystem functions generated by fish populations after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) (Perciformes: Cichlidae). *Neotropical Ichthyology*, 19.
- Lucinda, P. H., Lucena, C. A., & Assis, N. C. (2010). Two new species of cichlid fish genus *Geophagus* Heckel from the Rio Tocantins drainage (Perciformes: Cichlidae). *Zootaxa*, 2429(1), 29-42.

- Lynch, A. J., Cooke, S. J., Deines, A. M., Bower, S. D., Bunnell, D. B., Cowx, I. G., ... & Beard, T. D. Jr. (2016). The social, economic, and environmental importance of inland fish and fisheries. *Environmental Reviews*, 24(2), 115-121.
- Magalhães, A. L. B., & Vitule, J. R. S. (2013). Aquarium industry threatens biodiversity. *Science*, 341(6145), 457-457.
- Magalhães, A. L. B., Bezerra, L. A. V., Daga, V. S., Pelicice, F. M., Vitule, J. R., & Brito, M. F. (2021). Biotic differentiation in headwater creeks after the massive introduction of non-native freshwater aquarium fish in the Paraíba do Sul River basin, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 19, e200147.
- Marques, M. C., Trindade, W., Bohn, A., & Grelle, C. E. (2021). The Atlantic Forest: An introduction to the megadiverse forest of South America. In *The Atlantic Forest: History, biodiversity, threats and opportunities of the mega-diverse Forest* (pp. 3-23).
- Mcqueen, D. J., Johannes, M. R., Post, J. R., Stewart, T. J., & Lean, D. R. (1989). Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecological Monographs*, 59(3), 289-309.
- Moretto, E. M., Marciano, F. T., Velludo, M. R., Fenerich-Verani, N., Espíndola, E. L. G., & Rocha, O. (2008). The recent occurrence, establishment and potential impact of *Geophagus proximus* (Cichlidae: Perciformes) in the Tietê River reservoirs: An Amazonian fish species introduced in the Paraná Basin (Brazil). *Biodiversity and Conservation*, 17(12), 3013-3025.
- Neves, M. P., Delariva, R. L., Guimarães, A. T. B., & Sanches, P. V. (2015). Carnivory during ontogeny of the *Plagioscion squamosissimus*: A successful non-native fish in a lentic environment of the Upper Paraná River basin. *PLOS One*, 10(11), e0141651.
- Orlandi Neto, A., Franceschini, L., Dias, J. H. P., Ribeiro, C. D. S., & Ramos, I. P. (2024). Endoparasitic helminth fauna and diet of *Geophagus sveni* (Pisces) in Upper Paraná River basin. *Parasitology Research*, 123(5), 1-11.
- Pelayo-Villamil, P., Guisande, C., Vari, R. P., Manjarrés-Hernández, A., García-Roselló, E., González-Dacosta, J., ... & Jiménez, L. F. (2015). Global diversity patterns of freshwater fishes—potential victims of their own success. *Diversity and Distributions*, 21(3), 345-356.
- Pelicice, F. M., & Agostinho, A. A. (2009). Fish fauna destruction after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) in a Neotropical reservoir. *Biological Invasions*, 11(8), 1789-1801.
- Pelicice, F. M., Azevedo-Santos, V. M., Vitule, J. R. S., Orsi, M. L., Lima, D. P. Jr., Magalhães, A. L. B., Pompeu, P. S., Petrere, M. Jr., & Agostinho, A. A. (2017). Neotropical freshwater fishes imperilled by unsustainable policies. *Fish and Fisheries*, 18(6), 1119-1133.
- Pelicice, F. M., Vitule, J. R. S., Lima Junior, D. P., Orsi, M. L., & Agostinho, A. A. (2013). A serious new threat to Brazilian freshwater ecosystems: The naturalization of nonnative fish by decree. *Conservation Letters*, 7(1), 55-60.
- Queiroz-Sousa, J., Brambilla, E. M., Garcia-Ayala, J. R., Travassos, F. A., Daga, V. S., Padial, A. A., & Vitule, J. R. S. (2018). Biology, ecology and biogeography of the South American silver croaker, an

important Neotropical fish species in South America. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 28, 693-714.

Ricciardi, A., & Macisaac, H. J. (2011). Impacts of biological invasions on freshwater ecosystems. In Richardson, D. M. (Ed.), *Fifty years of invasion ecology: The legacy of Charles Elton* (pp. 211-224). Oxford: Willey-Blackwall.

Rocha, B. S., García-Berthou, E., & Cianciaruso, M. V. (2023). Non-native fishes in Brazilian freshwaters: Identifying biases and gaps in ecological research. *Biological Invasions*, 25(5), 1643-1658.

Rodrigues, A. C., De Santana, H. S., Baumgartner, M. T., & Gomes, L. C. (2018). Coexistence between native and nonnative species: The invasion process and adjustments in distribution through time for congeneric piranhas in a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia*, 817(1), 279-291.

Ruaro, R., Tramonte, R. P., Buosi, P. R., Manetta, G. I., & Benedito, E. (2019). Trends in studies of nonnative populations: Invasions in the Upper Paraná River Floodplain. *Wetlands*, 1-12.

Santos, A. F., García-Berthou, E., Hayashi, C., & Santos, L. N. (2018). Water turbidity increases biotic resistance of native Neotropical piscivores to alien fish. *Hydrobiologia*, 817(1), 293-305.

Scarano, F. R., Silva, J. M. C. D., Guimarães, A. L., Raik, D., & Boltz, F. (2012). Brazil on the spot: Rio+ 20, sustainability and a role for science. *Brazilian Journal of Botany*, 35(2), 233-239.

Thomsen, M. S., Byers, J. E., Schiel, D. R., Bruno, J. F., Olden, J. D., Wernberg, T., & Silliman, B. R. (2014). Impacts of marine invaders on biodiversity depend on trophic position and functional similarity. *Marine Ecology Progress Series*, 495, 39-47.

Tonella, L. H., Fugli, R., Vitorino, O. B., Suzuki, H. I., Gomes, L. C., & Agostinho, A. A. (2018). Importance of feeding strategies on the long-term success of fish invasions. *Hydrobiologia*, 817(1), 239-252.

Vilizzi, L., Copp, G. H., Adamovich, B., Almeida, D., Chan, J., Davison, P. I., ... & Zeng, Y. (2019). A global review and meta-analysis of applications of the freshwater Fish Invasiveness Screening Kit. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 29, 529-568.

Villéger, S., Brosse, S., Mouchet, M., Mouillot, D., & Vanni, M. J. (2017). Functional ecology of fish: Current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences*, 79, 783-801.

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

Vitule, J. R. S., Skóra, F., & Abilhoa, V. (2012). Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Diversity and Distributions*, 18(2), 111-120.

Vitule, J. R., Occhi, T. V., Kang, B., Matsuzaki, S. I., Bezerra, L. A., Daga, V. S., ... & Padial, A. A. (2019). Intra-country introductions unraveling global hotspots of alien fish species. *Biodiversity and Conservation*, 28(11), 3037-3043.

Ware, D. M., & Thomson, R. E. (2005). Bottom-up ecosystem trophic dynamics determine fish production in the Northeast Pacific. *Science*, 308(5726), 1280-1284.

CAPÍTULO I – Impactos de longo termo de um predador invasor na diversidade de assembleias de peixes em um reservatório neotropical

Resumo

A invasão de predadores pode resultar em perdas taxonômicas, funcionais e filogenéticas na estrutura da ictiofauna, causando danos ecológicos na área invadida. Testamos a hipótese de que a invasão da corvina (*Plagioscion squamosissimus*) alterou a estrutura das assembleias de peixes em um reservatório neotropical. Usando dados de monitoramento de longo prazo da represa de Jaguari (bacia do rio Paraíba do Sul), Brasil, calculamos métricas taxonômicas (riqueza, equitabilidade e diversidade beta), funcionais (riqueza, equitabilidade e diversidade beta) e filogenéticas (riqueza, dispersão e diversidade beta) da diversidade das assembleias de peixes por ano e as correlacionamos com a abundância do peixe invasor. Também correlacionamos a abundância da corvina com potenciais competidores. Verificamos que a invasão de *P. squamosissimus* afetou as três facetas da diversidade. A diversidade alfa diminuiu após a invasão, enquanto a diversidade beta (tanto taxonômica como funcional) e a dispersão filogenética aumentaram à medida que a abundância de *P. squamosissimus* aumentou. Também registramos o declínio da espécie carnívora e nativa, *Oligosarcus hepsetus*, pela invasão da corvina. *Plagioscion squamosissimus* foi bem-sucedida no processo de invasão e tornou-se o predador mais abundante no reservatório poucos anos após seu primeiro registro. As estratégias generalistas de reprodução e alimentação desse predador, e a relação filogenética distante com a ictiofauna local, podem ter facilitado o seu sucesso. Concluímos que a invasão de *P. squamosissimus* afetou negativamente a biodiversidade local através de perdas em suas estruturas taxonômica, funcional e filogenética.

Introdução

Espécies não-nativas são definidas como aquelas que vivem fora de suas áreas naturais (Lockwood et al., 2013), sendo consideradas invasoras quando se estabelecem em uma nova área, onde se tornam abundantes/dominantes, e representam uma ameaça à biodiversidade local (Colautti & Richardson, 2009). A introdução de peixes não-nativos tornou-se globalmente comum em sistemas de água doce desde o século XIX (Welcomme, 1988; Lockwood et al., 2013). Os peixes têm sido transportados e introduzidos fora de suas áreas de ocorrência natural por muitas razões, incluindo aquicultura, aquarismo, armazenamento, pesca desportiva e iscas (Lockwood et al., 2013). No Brasil, a taxa de introdução de peixes aumentou rapidamente no século XX (Welcomme, 1988), impulsionada por programas de armazenamento em reservatórios e aquicultura (Nobile et al., 2020). *Plagioscion squamosissimus*, popularmente conhecido como corvina e nativa da bacia amazônica, foi introduzida

em vários reservatórios do sudeste do Brasil na década de 1980 (Agostinho et al., 2007; Queiroz-Sousa et al., 2018).

Plagioscion squamosissimus é uma espécie de desova parcelada, com ovos pequenos, pelágicos e flutuantes, e uma alta capacidade de dispersão e colonização de novos ambientes (Queiroz-Sousa et al., 2018). A origem exata desses indivíduos introduzidos não é clara, e duas décadas após seu primeiro registro na bacia do rio Paraíba do Sul, os efeitos desse predador sobre a ictiofauna local permaneciam desconhecidos. No entanto, essa espécie teve sucesso em se estabelecer em ambientes lênticos, tornando-se dominante e uma das principais espécies para a pesca comercial em vários reservatórios (Queiroz-Sousa et al., 2018; Brito et al., 2020). Tal espécie também apresenta hábito alimentar generalista carnívoro com mudanças ontogenéticas na dieta, consumindo principalmente insetos aquáticos durante os estágios larvais e juvenis, enquanto os adultos se alimentam predominantemente de peixes e camarões (Neves et al., 2015). De fato, as espécies de peixes carnívoros são os invasores potencialmente mais bem sucedidos, uma vez que os seus recursos alimentares são geralmente altamente disponíveis durante a fase de estabelecimento de uma invasão (Moyle & Light, 1996).

Dado que as mudanças na estrutura das comunidades biológicas nativas tendem a ser cumulativas e lentas, e os impactos podem levar anos para se tornarem detectáveis (Strayer et al. 2006), a compreensão das consequências e da importância da dinâmica de invasão requer a análise de grandes conjuntos de dados temporais que usam definições claras e interpretações cuidadosas (Strayer, 2012). Uma vez introduzidas, espécies não-nativas podem se estabelecer em uma comunidade nativa local e extirpar organismos através de uma variedade de mecanismos relacionados a interações ecológicas, como predação e competição (Bøhn et al., 2008; Pereira & Vitule, 2019). Vários estudos em reservatórios neotropicais indicam que predadores não-nativos podem alterar a diversidade de peixes, afetando a distribuição e a riqueza de espécies da estrutura taxonômica da comunidade (Pelicice & Agostinho, 2009; Pereira & Vitule, 2019; Brito et al., 2020; Fragoso-Moura et al., 2016). A extirpação, substituição e diminuição das populações de espécies nativas têm sido relatadas à escala local, levando a mudanças na composição (Kitchell et al., 1997; Baxter et al., 2004; Britton, 2022). Tais mudanças de composição ao longo do tempo, quer impliquem o aumento (diferenciação) ou a diminuição (homogeneização) da diversidade beta, têm consequências ecológicas e evolutivas significativas (Olden et al., 2004; Daga et al., 2015). A sua resposta direcional depende de vários fatores, incluindo a escala geográfica e o grau de invasão (Olden & Poff, 2004; Toussaint et al., 2014, 2018).

Atualmente, um número crescente de estudos tem-se centrado na exploração da diversidade funcional e filogenética das comunidades, fornecendo facetas adicionais de informação e melhorando os métodos clássicos de avaliação da biodiversidade (Li et al., 2020; Nakamura et al., 2020; Pérez-Toledo et al., 2022). A diversidade funcional informa sobre as características dos organismos e as

combinações de traços funcionais que podem afetar o seu desempenho num ambiente e os seus efeitos no funcionamento do ecossistema (Villéger et al., 2008). A diversidade filogenética transmite informações sobre as relações evolutivas entre espécies e pode refletir eventos na história evolutiva das assembleias (Leibold et al., 2010). As consequências da invasão de peixes na diversidade funcional (i.e., atributos ecológicos) e filogenética das comunidades de peixes têm sido documentadas principalmente em grandes escalas (ex.: Olden et al., 2006; Ricciardi & Mottiar, 2006; Matsuzaki et al., 2016; Milardi et al., 2020), com apenas alguns estudos em ambientes neotropicais (Rojas et al. 2021; Souza et al., 2021). Mudanças na diversidade funcional resultam de diferenças entre os traços funcionais das espécies (Villéger et al., 2008; Britton, 2022), que, especialmente para espécies raras, desempenham papéis críticos na manutenção dos processos ecológicos (Leitão et al., 2016).

Mudanças na estrutura e na composição de espécies da comunidade causadas por invasões biológicas podem afetar as facetas da diversidade funcional de diferentes maneiras (Milardi et al., 2019; Renault et al., 2022). A invasão por espécies de peixes carnívoros pode resultar numa diminuição substancial da diversidade taxonômica e funcional (Matsuzaki et al., 2016), induzindo mudanças nos índices funcionais das comunidades invadidas e alterando as identidades funcionais da comunidade (Shuai et al., 2018), reduzindo as populações de espécies residentes através da competição e da predação (Franco et al., 2022). Além disso, as espécies invasoras podem diminuir a diversidade filogenética alfa ao contribuir para a extirpação de espécies nativas com características filogenéticas distintas, o que pode aumentar a dissimilaridade na comunidade residente (Cucherousset & Olden, 2011; Loiola et al., 2018). No entanto, os padrões de diversidade filogenética em resposta a peixes invasores ainda não são claros (Wang et al., 2021; Renault et al., 2022).

Atualmente quando se observa o crescimento de registros de espécies não-nativas nos ecossistemas aquáticos neotropicais (Gubiani et al., 2018), a investigação dos padrões taxonômicos, funcionais e filogenéticos das assembleias de peixes pode fornecer informações sobre os fatores que impulsionam as mudanças na comunidade (Villéger et al., 2010; Li et al., 2020). Mudanças na estrutura da comunidade podem resultar em recursos subutilizados, o que pode reduzir a resistência biótica local devido a menores interações competitivas entre as espécies residentes e o invasor (Bennett et al., 2014; Renault et al., 2022). Aqui, investigamos as mudanças nessas três esferas de diversidade das assembleias de peixes em escala local como um possível resultado da invasão do *P. squamosissimus* em um reservatório no sudeste do Brasil. Esperamos que a riqueza, a equitabilidade e a diversidade beta, tanto a nível taxonômico como funcional, e os atributos filogenéticos (riqueza, distância e beta) estejam negativamente correlacionados com a abundância de *P. squamosissimus* através do declínio local das espécies por mecanismos competitivos e predatórios. Nossa hipótese é que a invasão de *P.*

squamosissimus alterou a estrutura taxonômica, funcional e filogenética da diversidade da comunidade de peixes.

Material e Métodos

Área de estudo e amostragem

A bacia do rio Paraíba do Sul está localizada na região do Atlântico Leste do Brasil e abrange 184 municípios e drena águas do leste de São Paulo, sul de Minas Gerais e estado do Rio de Janeiro. A maioria das barragens construídas nessa bacia é de porte intermediário, como o reservatório da Usina Hidrelétrica (UHE) Jaguari, com capacidade instalada de 27,6 MW (ONS, 2020). O reservatório da UHE Jaguari foi inaugurado em 1972, possui uma área de 60,92 km², volume total de 1.399.10⁶ m³, vazão média mensal de 28 m³.s⁻¹ e altitude média de 623 m.a.n.m, sendo a pastagem e a agricultura as principais atividades de uso do solo na bacia (AGEVAP, 2014).

Utilizamos dados coletados pelo programa de manejo pesqueiro da Companhia Energética de São Paulo (CESP) realizados trimestralmente de 2001 a 2016 em três pontos de coleta no reservatório Jaguari: Represa Jaguari, Rio Jaguari e Rio do Peixe (Figura 1). As três áreas têm florestas/fragmentos florestais e pastagens como uso predominante do solo. Os peixes foram coletados com redes de emalhar (30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100, 120, 140, 160, 200 mm, detalhes em Material suplementar Quadro 2) com altura de 2 metros expostas por 24 h em cada local de amostragem, contados e identificados até o menor nível taxonômico possível, utilizando referências especializadas para a bacia hidrográfica (Bizerril, 1999). A matriz de abundância dos indivíduos amostrados foi transformada em valores de captura por unidade de esforço (CPUE) gerados a partir do número de indivíduos capturados por 1000 m² de rede de emalhar durante 24 h.

Os valores dos dados limnológicos de condutividade elétrica (µS/cm), turbidez (UNT), oxigênio dissolvido (mg/L), pH e temperatura da água (°C) no mesmo período (2001 a 2016) foram obtidos por meio de publicações de dados abertos da CETESB (Companhia Ambiental Estado São Paulo; <https://cetesb.sp.gov.br/aguas-interiores/publicacoes-e-relatorios/>), e do nível da água (metros) do reservatório pela ONS (Operador Nacional do Sistema Elétrica; <https://www.ons.org.br/paginas/resultados-da-operacao/historico-da-operacao>). Os dados abertos publicados pela CETESB eram mensurados trimestralmente ou quadrimestralmente, dependendo do ano, em pontos próximos a barragem. Posteriormente, os dados foram padronizados expressando cada variável em unidades de desvio padrão com relação a uma média igual a zero (Material suplementar Tabela 1).

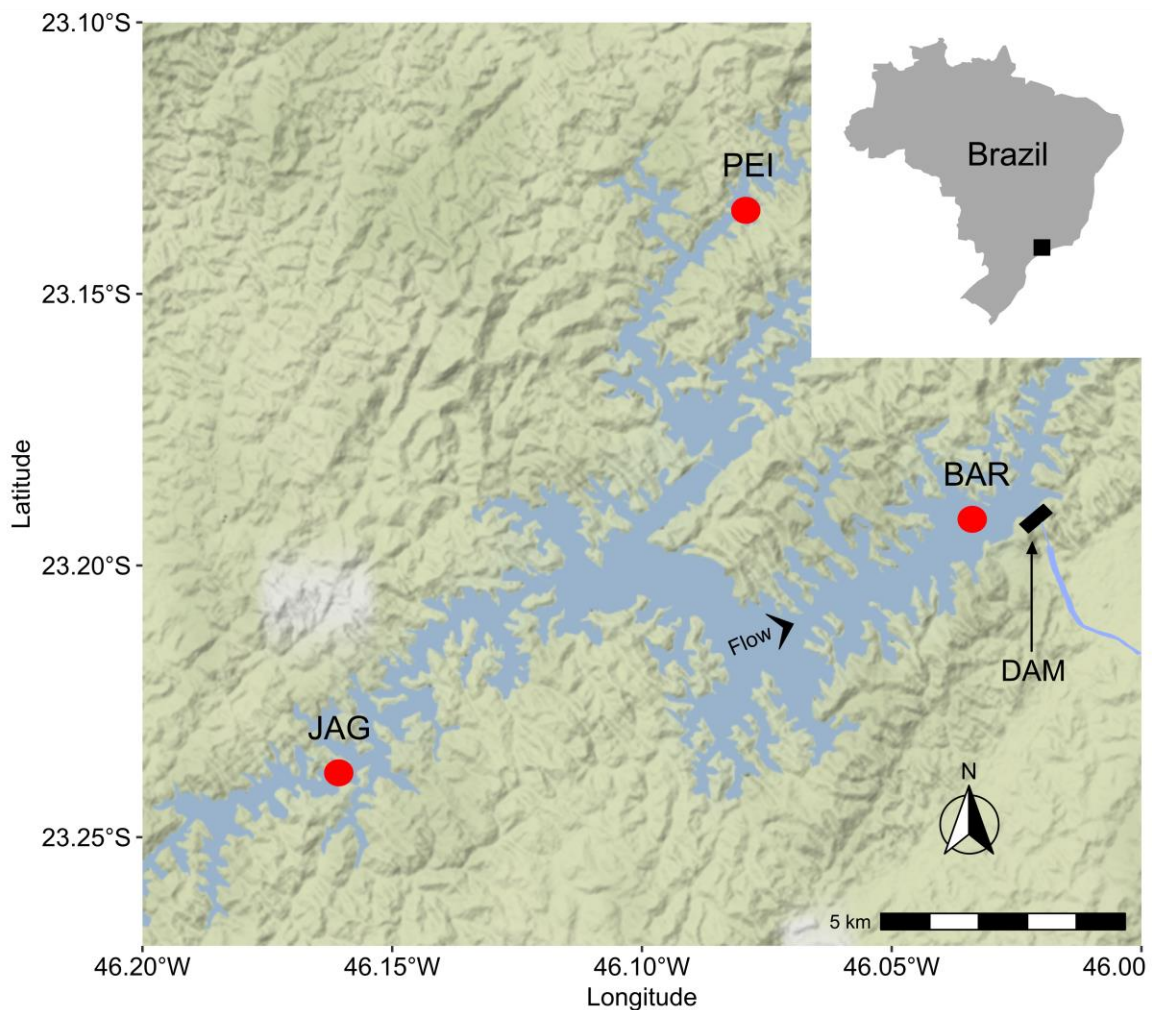


Figura 1. Mapa do reservatório de Jaguari (bacia do rio Paraíba do Sul), Brasil com indicação dos pontos amostrais. BAR = barragem da represa Jaguari; PEI = rio do Peixe; JAG = rio Jaguari.

Análise dos dados

Para investigar a dinâmica temporal da invasão de *P. squamosissimus* no reservatório de Jaguari, bem como a flutuação temporal da abundância da espécie dominante, foram ajustados Modelos Aditivos Generalizados (GAMs) (função "gam" do pacote mgcv (Wood, 2006)). Os GAMs são ferramentas estatísticas flexíveis, adequadas para obter ajustes não lineares para qualquer estrutura de dados (Wood, 2006). Esses modelos foram construídos com distribuição de família gaussiana incluindo abundância *P. squamosissimus* e as espécies mais abundantes como variáveis resposta, o fator o ano como variável fixa e o local como variável aleatória, aninhado dentro do ano.

Para investigar os possíveis efeitos da invasão de *P. squamosissimus* na estrutura da comunidade, calculamos índices de diversidade taxonômica, funcional e filogenética para cada amostra de local por ano. A riqueza de espécies, o índice de Simpson (Magurran, 2003) e a diversidade

beta temporal baseada no índice de Jaccard (dados de presença/ausência, Magurran et al., 2019) foram utilizados como índices de diversidade taxonômica. As funções "specpool" e "diversity" do pacote vegan (Oksanen et al., 2019) e "beta.pair" do pacote betapart (Baselga & Orme, 2012) foram utilizadas para calcular a riqueza de espécies, o índice de Simpson e a diversidade beta temporal, respectivamente.

Para a caracterização da diversidade funcional, a riqueza funcional (FRic), a uniformidade funcional (FEve) e a diversidade beta funcional (Villéger et al., 2008, 2013) foram calculadas com base na distância de Gower (Gower, 1971). Essas medidas foram quantificadas com base nos dados relativos aos traços funcionais de cada espécie: guilda trófica (detritívoro, onívoro, insetívoro, piscívoro, invertívoro ou herbívoro), posição da boca (inferior, subterminal, terminal ou superior), cuidado parental (sim ou não), migração (sim ou não), uso do habitat (demersal, bentopelágico ou pelágico) e tamanho máximo (A - <11 cm; B - 11-20 cm; C - 21-40 cm; D - 41-80 cm; F - >80) obtidos por periódicos científicos (Teresa & Casatti, 2012; Oliveira et al., 2018) e o site FishBase (<http://www.fishbase.org>). Tais traços enquadram dimensões-chave da história de vida, habitat, aspectos tróficos e morfológicos de cada espécie e permitem expressar seu perfil funcional na comunidade (Winemiller et al., 2015). A riqueza e a equitabilidade funcionais foram calculadas utilizando a função "dbFD" do pacote FD (Laliberté & Legendre, 2010). A diversidade beta funcional foi calculada como a matriz de dissimilaridade Jaccard funcional com a matriz *site-by-species* e traços funcionais (vetores de traços PCoA) usando a função "functional.beta.pair" do pacote betapart (Baselga e Orme, 2012). Os potenciais competidores de *P. squamosissimus* foram identificados com base na similaridade funcional pelo critério de distância no agrupamento hierárquico da média dos grupos funcionais, permitindo identificar as espécies que compartilham características funcionais semelhantes e potenciais interações competitivas (Pla et al., 2012).

Para caracterizar a diversidade filogenética, geramos uma árvore de classificação filogenética utilizando a distância de classificação como uma medida representativa da distância filogenética (Tucker et al., 2017). Primeiro, geramos uma árvore filogenética com base nas sequências COI (citocromo oxidase I) obtidas do GenBank para cada espécie identificada. A árvore foi construída por estimativa de união de vizinhos com base nas distâncias genéticas calculadas usando o modelo de dois parâmetros de Kimura. A partir da árvore filogenética e das distâncias genéticas, calculamos a diversidade alfa-filogenética quantificando a riqueza filogenética (PD Faith) e a distância média ponderada entre os táxons mais próximos (MNTD), respectivamente, utilizando as funções "pd" e "mntd" do pacote "picante" (Kembel, et al., 2020). Em seguida, utilizamos a função "phylo.beta.pair" do pacote "betapart" para calcular as três matrizes de dissimilaridade filogenética de Jaccard que foram utilizadas para representar os aspectos globais da diversidade filogenética beta.

Foram realizadas regressões para avaliar o efeito da CPUE do invasor *P. squamosissimus* (variável fixa) sobre as variáveis de resposta (índices taxonômicos, funcionais e filogenéticos e CPUE dos competidores). Ano e local foram introduzidos como variáveis aleatórias para contabilizar e controlar o efeito temporal e o aninhamento espacial. Esses modelos foram construídos com modelos lineares generalizados mistos (GLMMs). Os pressupostos de linearidade, homocedasticidade e normalidade foram verificados por inspeção visual de todas as variáveis medidas, através de histogramas, densidade e gráficos Q-Q (Material suplementar Figura S1). Os modelos do índice de Simpson e da riqueza funcional (FRic) utilizaram distribuições gama para satisfazer os pressupostos do modelo, sendo também adequados para dados positivos e contínuos (Zuur et al., 2009). As distribuições binomiais negativas foram usadas para ajustar os modelos de CPUEs dos competidores porque se adequam com a variabilidade extra (overdispersão) que não é explicada pelos modelos de Poisson padrão e também pode ser estendida para tratar de zeros inflacionados (Zuur & Ieno, 2016). Os modelos foram construídos usando a CPUE de *P. squamosissimus* transformada com $\log_{10}(x + 1)$ para um melhor ajuste da distribuição de dados. Os GLMMs foram construídos com a função "lmer" para modelos em distribuição gaussiana, "glmer" em distribuição gama e "glmer.nb" em distribuição binomial negativa, todos do pacote lme4 (Bates et al., 2015).

Também realizamos a análise de redundância (RDA) para investigar a relação da composição da fauna de peixes com as variáveis limnológicas (oxigênio dissolvido, pH, turbidez, condutividade elétrica, temperatura da água e variação do nível da água). A RDA foi performada usando como variável resposta a matriz de abundância das espécies transformadas em Hellinger (Legendre, 2019), e os valores das médias anuais dos parâmetros ambientais como variáveis explicativas. Realizou-se a seleção progressiva das variáveis explicativas identificando as variáveis mais importantes que explicam a composição da fauna. A análise RDA foi realizada com a função "rda" seguida da "ordiR2step" do pacote "vegan" (Oksanen et al. 2019).

Todas as análises foram realizadas utilizando o software estatístico R (R Development Core Team, 2011). O nível de significância foi fixado em $\alpha < 0,05$. Os índices de diversidade foram calculados excluindo a CPUE de *P. squamosissimus* para evitar raciocínio circular.

Resultados

O conjunto de dados consistiu num total de 12.157 indivíduos de peixes pertencentes a seis ordens, 15 famílias e 29 espécies (Quadro 1). *Astyanax lacustris* (Lütken, 1875) (n = 4 085), *P. squamosissimus* (n = 3 398), *Psalidodon parahybae* (Eigenmann, 1908) (n = 1 122), *Crenicichla lacustris* (Castelnau, 1855) (n = 1 017) e *Oligosarcus hepsetus* (Cuvier, 1829) (n = 666) foram as espécies mais abundantes. Dessas cinco espécies, *P. squamosissimus* é a única não-nativa.

A abundância de *P. squamosissimus* aumentou ao longo dos anos ($p < 0,01$, $F = 41$, R^2 ajustado = 0,86) sem variação significativa entre os locais ($p = 0,9$, $F = 0,08$, R^2 ajustado = 0). A abundância permaneceu próxima de zero, com baixa variação, até 2007, quando houve um aumento acentuado na abundância média anual e assim permaneceu nos anos seguintes (Figura 2). A abundância de *A. lacustris* não se alterou significativamente com o tempo ($p = 0,3$, $F = 0,1$, R^2 ajustado = 0, Figura 2), enquanto a de *P. parahybae* diminuiu após 2009 ($p = 0,001$, $F = 3,7$, R^2 ajustado = 0,33, Figura 2), a de *C. lacustris* aumentou durante 2004-2007, com uma diminuição a partir de 2010 e um novo aumento no último ano amostrado ($p = 0,001$, $F = 3,7$, R^2 ajustado = 0,33, Figura 2), e o de *O. hepsetus* diminuiu gradualmente ao longo do tempo ($p < 0,001$, $F = 5,9$, R^2 ajustado = 0,41, Figura 2).

Quadro 1. Espécies registradas entre 2001 e 2016 no reservatório de Jaguari, bacia do rio Paraíba do Sul, Brasil.

Ordem	Família	Espécies	Contagem
Acathuriformes	Sciaenidae	<i>Plagioscion squamosissimus</i> (Heckel, 1840)	3398
Characiformes	Anostomidae	<i>Leporinus copelandii</i> Steindachner, 1875	4
		<i>Megaleporinus conirostris</i> (Steindachner, 1875)	1
		<i>Megaleporinus macrocephalus</i> (Garavello & Britski, 1988)	1
	Bryconidae	<i>Brycon insignis</i> Steindachner, 1877	3
		<i>Brycon opalinus</i> (Cuvier, 1819)	1
	Characidae	<i>Astyanax lacustris</i> (Lütken, 1875)	4085
		<i>Oligosarcus hepsetus</i> (Cuvier, 1829)	666
		<i>Psalidodon parahybae</i> (Eigenmann, 1908)	1122
	Erythrinidae	<i>Hoplias</i> aff. <i>malabaricus</i> (Bloch, 1794)	31
	Prochilodontidae	<i>Prochilodus lineatus</i> (Valenciennes, 1836)	32

Continua

Continuação

Ordem	Família	Espécies	Contagem
Characiformes	Serrasalminidae	<i>Metynnis maculatus</i> (Kner, 1858)	344
	Parodontidae	<i>Apareiodon</i> sp. Eigenmann, 1916	1
Cichliformes	Cichlidae	<i>Cichla</i> cf. <i>monoculus</i> (Spix and Agassiz, 1831)	415
		<i>Coptodon rendalli</i> (Boulenger, 1897)	107
		<i>Crenicichla lacustris</i> (Castelnau, 1855)	1017
		<i>Crenicichla</i> sp.	380
		<i>Geophagus brasiliensis</i> (Quoy and Gaimard, 1824)	118
		<i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus, 1758)	16
Gymnotiformes	Gymnotidae	<i>Gymnotus carapo</i> (Linnaeus, 1758)	95
		<i>Gymnotus pantherinus</i> (Steindachner, 1908)	12
	Sternopygidae	<i>Eigenmannia virescens</i> (Valenciennes, 1842)	3
Siluriformes	Callichthyidae	<i>Callichthys callichthys</i> (Linnaeus, 1758)	1
		<i>Hoplosternum littorale</i> (Hancock, 1828)	90
	Ictaluridae	<i>Ictalurus punctatus</i> (Rafinesque, 1818)	3
	Loricariidae	<i>Hypostomus luetkeni</i> (Steindachner, 1877)	8
	Pimelodidae	<i>Pimelodus maculatus</i> La Cèpède, 1803	2
		<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy and Gaimard, 1824)	198
Synbranchiformes	Synbranchidae	<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch, 1795	3

Os modelos lineares mistos generalizados indicaram que houve correlações significativas da CPUE de *P. squamosissimus* com indicadores da estrutura taxonômica das assembleias de peixes. A CPUE do invasor foi negativamente correlacionada com a riqueza de espécies e o índice de Simpson (Figura 3a-b), e positivamente correlacionada com a diversidade beta (Figura 3c). Na estrutura funcional das assembleias de peixes, a CPUE de *P. squamosissimus* foi negativamente correlacionada com a riqueza funcional e a equitabilidade (Figura 3d-e), enquanto houve uma correlação positiva com a diversidade funcional beta (Figura 3f). Foram observadas alterações nos índices de diversidade filogenética para o PD Faith e MNTD. A CPUE de *P. squamosissimus* apresentou uma correlação

negativa com a PD Faith (Figura 3g) e positiva com a MNTD (Figura 3h). Não foi observada uma associação significativa com a diversidade filogenética beta (Figura 3i).

O agrupamento hierárquico de características funcionais agrupou o peixe nativo *O. hepsetus* como o potencial competidor mais próximo de *P. squamosissimus* (Figura 4). As CPUEs de *P. squamosissimus* e *O. hepsetus* foram negativamente correlacionadas (Figura 5; Tabela 1). A análise de redundância indicou que a variação explicada pelo conjunto total de variáveis ambientais não foi significativa, contudo, a seleção progressiva identificou a variável de pH como o melhor preditor ambiental da variação da composição da fauna (R^2 ajustado = 8%; $F = 2,7$; $p = 0,04$) (Figura 6).

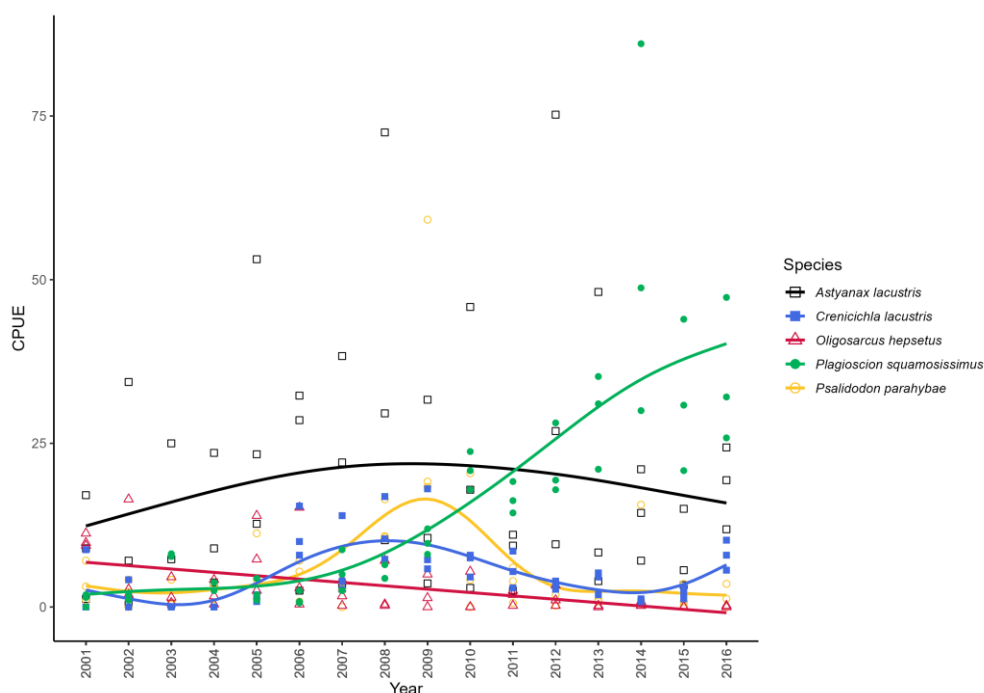


Figura 2. Dinâmica temporal do invasor *Plagioscion squamosissimus* e das espécies nativas mais comuns, *Astyanax lacustris*, *Crenicichla lacustris*, *Oligosarcus hepsetus* e *Psalidodon parahybae*, no reservatório de Jaguari (bacia do rio Paraíba do Sul), Brasil. Os pontos representam os valores médios da captura por unidade de esforço para cada local de amostra em cada ano. As linhas representam os termos de suavização do modelo misto aditivo geral para a CPUE das espécies de peixes.

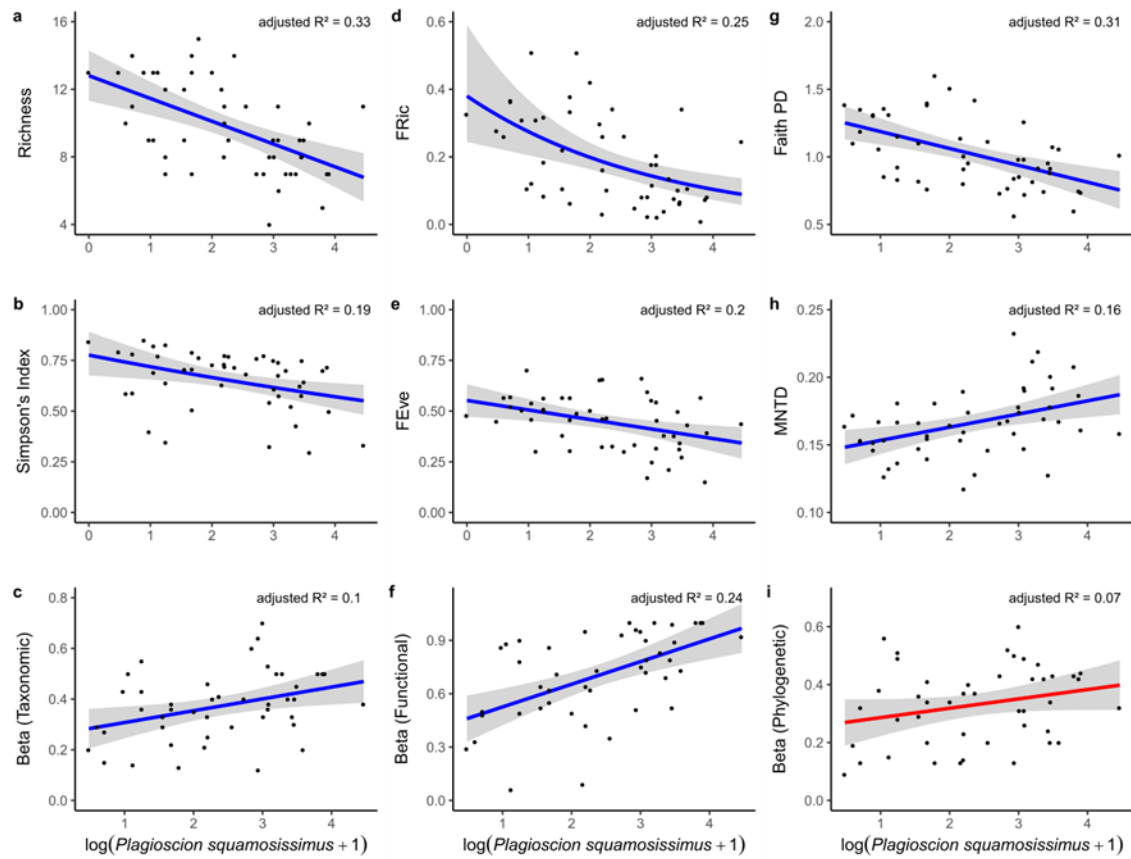


Figura 3. Tendências nos índices de diversidade taxonômica, funcional e filogenética da fauna de peixes nativos em relação à abundância do invasor *Plagioscion squamosissimus* no reservatório de Jaguari (bacia do rio Paraíba do Sul), Brasil. (a) Riqueza de espécies, (b) Índice de Simpson, (c) Diversidade beta taxonômica, (d) Riqueza funcional (Fric), (e) Equitabilidade funcional (FEve), (f) Diversidade beta funcional, (g) Riqueza filogenética (Faith PD), (h) Distância média entre táxons mais próximos (MNTD), (i) Diversidade beta filogenética. Os pontos representam os valores observados para cada amostra de local em cada ano. As linhas representam o termo do modelo linear generalizado de efeitos mistos para índices taxonômicos, funcionais e filogenéticos, e as áreas sombreadas representam os intervalos de confiança (95%). As linhas azuis representam os modelos significativos ($p < 0,05$).

Tabela 1. Modelos Lineares Generalizados de Efeitos Mistos relacionando a abundância da corvina *Plagioscion squamosissimus* com atributos da estrutura taxonômica, funcional e filogenética da fauna de peixes e a abundância de competidores no reservatório de Jaguari (bacia do rio Paraíba do Sul), Brasil. FRic = Riqueza funcional; Feve = Equitabilidade funcional; Faith PD = Riqueza filogenética; MNTD = Distância média entre táxons mais próximos.

Variável	Coefficiente	Intervalo de confiança de 95%	R ² ajustado	Valor de P
Taxonômica				
Riqueza	-1.33	-1.90 – -0.78	0.33	<0.001
Simpson index	-0.09	-0.15 – -0.01	0.19	0.04
Beta	0.04	0.01 – 0.09	0.11	0.03
Funcional				
FRic	-0.35	-0.54 – -0.16	0.25	0.002
FEve	-0.01	-0.04 – 0.02	0.2	0.01
Beta	0.12	0.05 – 0.18	0.24	0.003
Filogenética				
Faith PD	-0.12	-0.17 – -0.06	0.32	<0.001
MNTD	0.01	0.01 – 0.02	0.22	0.01
Beta	0.03	-0.01 – 0.06	0.01	0.12
Competidor nativo				
<i>Oligosarcus hepsetus</i>	-0.97	-1.31 – -0.64	0.57	<0.001

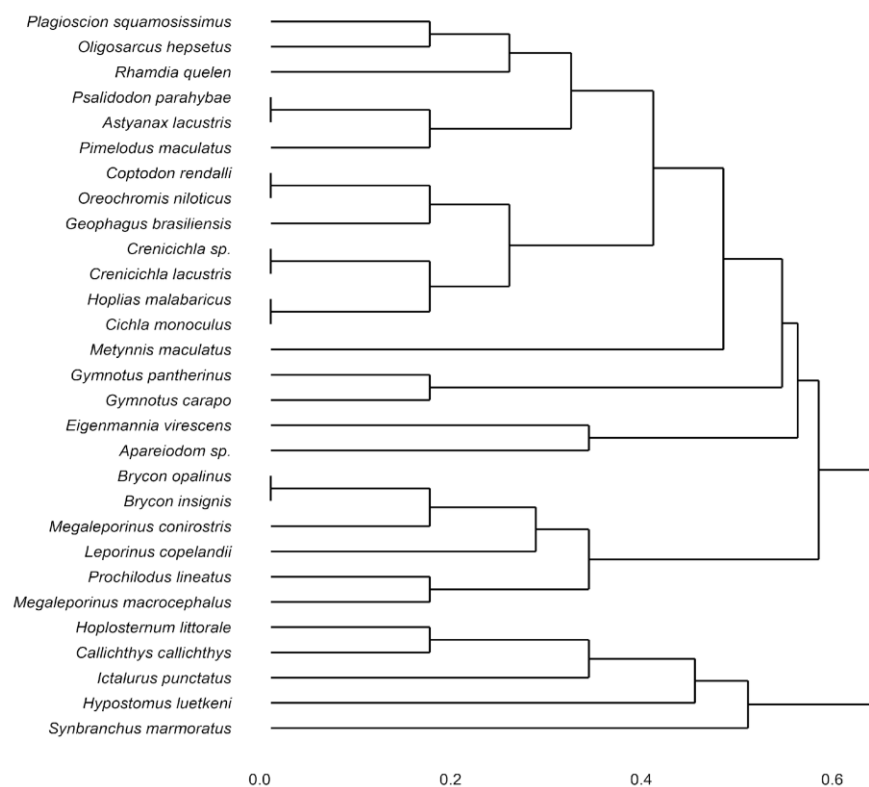


Figura 4. Dendrograma funcional baseado em dissimilaridades de Gower com agrupamento baseado em valores médios de perfis de características do conjunto global de espécies (método UPGMA) do reservatório de Jaguari (bacia do rio Paraíba do Sul), Brasil. Coeficiente de correlação cofenética = 73%

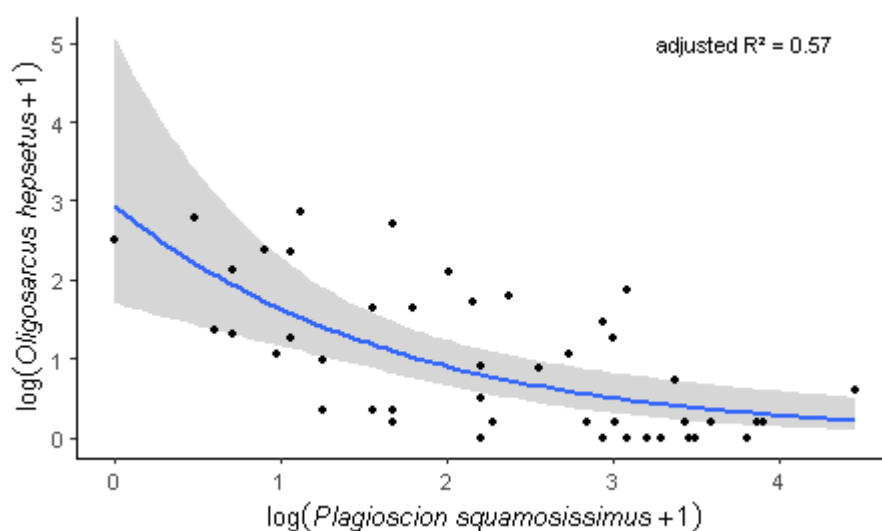
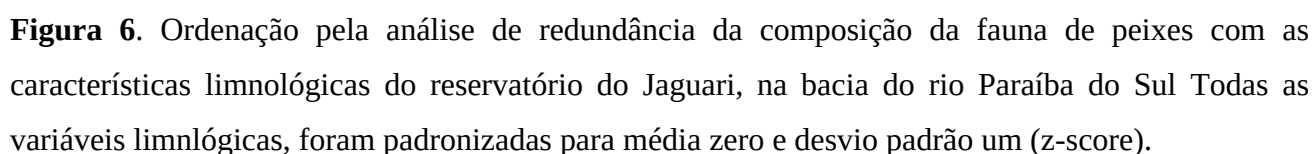


Figura 5. Modelo de regressão binomial negativa relacionando a abundância do invasor *Plagioscion squamosissimus* com seu competidor nativo *Oligosarcus hepsetus* no reservatório de Jaguari (bacia do



Vários estudos têm demonstrado uma associação entre a introdução de grandes peixes piscívoros e uma diminuição da diversidade taxonômica da ictiofauna em reservatórios (Zaret & Paine, 1973; Latini & Petrere Jr, 2004; Pelicice & Agostinho, 2009; Sharpe et al., 2017). Nossos resultados indicam que a invasão de *P. squamosissimus* no reservatório de Jaguari causou mudanças locais na estrutura das assembleias de peixes em níveis taxonômico, funcional e filogenético. Corroborando nossa hipótese inicial, o aumento na abundância de *P. squamosissimus* foi negativamente correlacionado com os índices taxonômicos e funcionais de riqueza e equitabilidade, bem como com

a riqueza filogenética da comunidade local de peixes. Para além disso, a população do potencial competidor mais próximo do invasor, a espécie nativa *O. hepsetus*, diminuiu. Assim, nosso estudo indica impactos negativos sobre a biodiversidade nativa de moderada e grande magnitude, de acordo com o critério proposto por Blackburn et al. (2014).

Até o registro de *P. squamosissimus* no reservatório de Jaguari, *O. hepsetus* era o predador dominante e um dos peixes mais importantes e abundantes nos reservatórios da bacia do rio Paraíba do Sul (Teixeira et al., 2005). As extinções causadas por invasões de peixes não são incomuns (Moyle & Light, 1996), apesar de esse cenário tender a se limitar à escala local (Rahel, 2002). No rio Doce, Barros et al. (2012) associaram o declínio das populações de espécies nativas à introdução de espécies não-nativas, incluindo *P. squamosissimus*, mas os mecanismos ecológicos não ficaram claros. Aqui, a correlação negativa entre a abundância do invasor e de *O. hepsetus* está possivelmente relacionada à sua semelhança em características funcionais e provável sobreposição de nicho. Como as dietas dessas duas espécies provavelmente se sobrepõem devido a preferências alimentares semelhantes (Botelho et al., 2007; Queiroz-Sousa et al., 2018), o declínio na abundância do predador nativo pode estar relacionado a fatores interespecíficos, como a competição por recursos alimentares com *P. squamosissimus*. Assim, o invasor pode afetar a distribuição do competidor nativo, diminuindo sua abundância ou deslocando-o de habitats ideais por meio da exclusão competitiva (Bøhn et al., 2008; Baumgartner et al., 2017; Franco et al., 2022). Além disso, espera-se que as espécies invasoras com maior aptidão física do que as espécies residentes tenham os maiores impactos sobre as comunidades nativas (MacDougall et al. 2009). *Plagioscion squamosissimus* é considerado um competidor dominante (Queiroz-Sousa et al., 2018) e provavelmente tenha vantagens sobre as espécies relacionadas devido à capacidade competitiva de tolerar flutuações em fatores limitantes, como pressão de pesca ou alteração de habitat (Queiroz-Sousa et al., 2018; Dutra et al., 2023).

Além do efeito competitivo, as espécies piscívoras podem afetar as assembleias residentes por meio de predação (Bøhn et al., 2008) e, conseqüentemente, alterar a estrutura da comunidade local de peixes (Hixon & Jones, 2005). De fato, a correlação negativa de *P. squamosissimus* com a riqueza de espécies e o índice de diversidade de Simpson sugere fortemente uma perda de espécies e uma redução na equitabilidade taxonômica por esses mecanismos, o que se materializa como uma degradação da biodiversidade local. Em reservatórios, os impactos negativos sobre a ictiofauna decorrentes da predação e da exclusão competitiva por espécies não-nativas produzem mudanças reversíveis ou irreversíveis na estrutura da comunidade nativa (Blackburn et al., 2014; Franco et al., 2022), como a diminuição da riqueza, da diversidade (Clavero et al., 2013; Pelicice et al., 2015) e da abundância das populações (Franco et al., 2022). Como predador de topo, *P. squamosissimus*, comumente consome peixes pequenos (comprimento total < 200 mm) (Costa et al., 2020), o que pode diminuir a abundância

ou até mesmo causar a extinção local dessas espécies. Esses efeitos predatórios e competitivos podem interagir para aumentar a probabilidade de um clado inteiro extirpar da comunidade, juntamente com suas características fenotípicas, funcionais e ecológicas (Srivastava et al., 2012). Assim, a invasão de espécies piscívoras tende a reduzir a riqueza funcional e filogenética (Shuai et al., 2018; Rojas et al., 2021).

A riqueza funcional pode ser influenciada pela riqueza de espécies, que pode restringir o alcance do espaço ocupado por características na dimensão funcional (Villéger et al., 2008; Renault et al., 2022), enquanto a equitabilidade funcional se aplica à distribuição da abundância relativa no espaço de nicho ocupado (Mason et al., 2005). No rio Doce, sudeste do Brasil, Souza et al. (2021) relataram uma diminuição na riqueza funcional concomitante com uma diminuição na riqueza taxonômica após a introdução de *Cichla kelberi* Kullander & Ferreira, 2006 e *Pygocentrus nattereri* Kner, 1858, ambos piscívoros. Aqui, a correlação negativa entre a abundância de *P. squamosissimus* e a riqueza e equitabilidade funcionais pode estar relacionada à perda do espaço de nicho ocupado (perda de características funcionais exclusivas) devido à perda de espécies e ao aumento da dominância do peixe invasor ou de outras espécies. Uma tendência semelhante também foi observada em assembleias de peixes nativos após o aumento da dominância de espécies não-nativas na planície de inundação do rio Paraná (Angulo-Valencia et al., 2022). Como a riqueza e a equitabilidade funcionais são bons indicadores da resistência biótica da comunidade, a redução dessas variáveis pode indicar uma menor interação biótica entre as espécies (como competição, predação, mutualismo, entre outras) criando lacunas ecológicas (Toussaint et al., 2014, 2018; Renault et al., 2022). Consequentemente, com menos interação biótica e um uso menos eficiente dos recursos, a comunidade pode ficar mais vulnerável a novas introduções ou invasões devidos aos nichos não explorados (Bennett et al., 2014; Renault et al., 2022).

No presente estudo, a riqueza filogenética (PD Faith) diminuiu e a dispersão filogenética (MNTD) aumentou com a abundância de *P. squamosissimus*. Isso resulta, para a comunidade, uma diminuição na soma de todos os comprimentos de ramos que conectam as espécies, causada pela extirpação de espécies residentes e pela dominância de táxons com ramos muito mais longos do que a média, resultando em espécies filogeneticamente mais distantes umas das outras (Webb et al., 2002; Qian et al., 2023). A introdução de espécies não-nativas pode aumentar a dispersão filogenética nas comunidades, pois muitas vezes representam linhagens distintas das espécies residentes (Sobral et al., 2016). Como alternativa, isso pode ocorrer por meio de interações bióticas, o que pode levar a reduções substanciais na ocorrência de espécies intimamente relacionadas no espaço filogenético e funcional (Cavender-Bares et al., 2009; Bennett et al., 2014; Qian et al., 2023). À primeira vista, um aumento na dispersão filogenética poderia ser considerado positivo para a biodiversidade, pois prevê uma

comunidade mais diversificada e, consequentemente, mais resistente à invasão. No entanto, esse aumento pode não ser tão favorável em um contexto de invasão biológica (Wang et al., 2021; Qian et al., 2023). A redução do número de clados e o restante das espécies residentes mais distantes filogeneticamente sugerem uma perda ou deslocamento de espécies intimamente relacionadas, o que pode indicar um impacto severo na diversidade filogenética geral e pode reduzir o número de recursos utilizados (Tucker & Cadotte, 2013; Wang et al., 2021). Além disso, a presença de outras espécies de peixes não-nativas e taxonomicamente distantes das espécies nativas foram registradas após os anos iniciais de amostragem no reservatório (por exemplo, *Ictalurus punctatus* (Ictaluridae) e *Metynnis maculatus* (Serrasalminidae)), o que pode contribuir para o aumento comprimento dos ramos, e consequentemente da distância filogenética (Wang et al., 2021).

O declínio da riqueza taxonômica e funcional também afetou os índices de diversidade beta temporal e pode ser responsável pelos padrões temporais da diversidade beta funcional. Isso significa que o reservatório se tornou taxonômica e funcionalmente mais heterogêneo ao longo do tempo. Esses padrões se alinham com os resultados de outros estudos que examinaram alterações na fauna de peixes devido a invasões em escalas espaciais mais finas (Olden et al., 2008; Daga et al., 2015; Kirk et al., 2020). Uma resposta para a diferenciação da composição taxonômica e funcional ao longo do tempo deve-se à diferenciação de riqueza e/ou substituição de espécies (aparecimento e desaparecimento) entre assembleias (Baselga, 2010; Villéger et al., 2013; Socolar et al., 2016), que pode ser promovida pelas espécies invasoras por meio de interações bióticas antagônicas (ex.: predação e competição). No entanto, uma resposta para a diferenciação entre assembleias pode levar à homogeneização em uma escala geográfica maior (McKinney, 2004) ou sob maior pressão da invasão (Toussaint et al. 2014). Muitos autores sugerem que a diferenciação poderia preceder a homogeneização à medida que as espécies introduzidas se espalham e gradualmente invadem outras comunidades (Toussaint et al. 2014). Considerando a natureza dinâmica da diversidade beta taxonômica ao longo do tempo (Daga et al., 2015, 2020), também é possível que a tendência à diferenciação possa mudar no futuro (Olden et al. 2004), o que exige o monitoramento de longo prazo dos reservatórios.

O monitoramento da invasão de *P. squamosissimus* no reservatório de Jaguari começou com o primeiro registro em 2001, com uma fase de latência populacional até 2007, após a qual houve um rápido aumento da abundância nos anos seguintes, seguido de uma redução da abundância nos últimos anos. Esse padrão na dinâmica populacional é considerado comum para espécies invasoras, pois muitas espécies introduzidas que se tornam invasoras não necessariamente o fazem imediatamente (Strayer et al., 2006). Isso ocorre quando a população inicial permanece pequena e com baixa variação por um período que pode levar anos (*lag time/pre-boom*), aumenta repentinamente (*boom*) e tende a se estabilizar (*bust*) (Crooks, 2005; Strayer et al., 2006; Teixeira et al., 2020). O estabelecimento e a

sucessão de espécies invasoras geralmente se devem a estratégias generalistas que favorecem a alta capacidade de dispersão, a tolerância e o oportunismo (Ruesink, 2005; Olden et al., 2006).

Sendo único representante dos Sciaenidae no reservatório, é importante considerar que a invasão pode ter sido favorecida pela distância filogenética ou funcional entre os peixes não-nativos e os residentes. Espera-se que as espécies relacionadas reduzam o sucesso do invasor ao utilizar recursos semelhantes aos do invasor e, assim, aumentar a competição (Ricciardi & Mottiar, 2006; Strauss et al., 2006). No entanto, estamos cientes de que ainda há lacunas importantes a serem preenchidas. A presença de outras espécies não-nativas, como *Cichla* cf. *monoculus* Agassiz, 1831 e as tilápias *Coptodon rendalli* (Boulenger, 1897) e *O. niloticus* desde antes da década de 1980 (CESP, 2000; de Moraes et al., 2017) e, mais recentemente, *Ictalurus punctatus* (Rafinesque, 1818), pode ter contribuído para o sucesso de *P. squamosissimus* e para os efeitos negativos sobre a fauna de peixes. Por fim, é cada vez mais reconhecido que todas as assembleias de peixes passam por mudanças temporais, e é importante distinguir as mudanças que podem ser atribuídas à invasão biológica ou a fatores externos, como atividades antropogênicas, das mudanças naturais subjacentes (Magurran et al., 2019).

Conclui-se que a espécie *P. squamosissimus* causou efeitos negativos na estrutura taxonômica, funcional e filogenética da ictiofauna do reservatório de Jaguari. A riqueza reduzida nessas três esferas de diversidade provavelmente aumenta a invasibilidade local, aumentando os riscos para a biodiversidade nativa. Efeitos da invasão de peixes sobre a estrutura das assembleias em sistemas de água doce ainda requerem uma análise mais aprofundada, já que a maioria dos estudos é de curta duração ou não há monitoramento das comunidades desde que a espécie foi introduzida (Strayer et al., 2006). É óbvio que as consequências das invasões ultrapassam a esfera da biodiversidade e podem levar a perdas econômicas e sociais para a sociedade, sendo reflexos diretos e/ou indiretos das perdas nos serviços ecossistêmicos (Pelicice et al., 2023). Portanto, há uma necessidade crítica de estudos de longo prazo em diferentes dimensões e escalas geográficas para uma melhor compreensão dos fatores por trás do processo de invasão e seus efeitos na comunidade.

Referências

- AGEVAP. (2014). UHE Jaguari – Bacia Paraiba do Sul. Retrieved from <https://agevap.org.br/>
- Agostinho, A. A., Pelicice, F. M., Petry, A. C., et al. (2007). Fish diversity in the upper Paraná River basin: habitats, fisheries, management and conservation. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 10(2), 174-186.
- Angulo-Valencia, M. A., Dias, R. M., Alves, D. C., et al. (2022). Patterns of functional diversity of native and non-native fish species in a neotropical floodplain. *Freshwater Biology*, 67(8), 1301-1315.

- Barros, L. C., Santos, U., Zanuncio, J. C., & Dergam, J. A. (2012). *Plagioscion squamosissimus* (Sciaenidae) and *Parachromis managuensis* (Cichlidae): A Threat to Native Fishes of the Doce River in Minas Gerais, Brazil. *PLoS ONE*, 7(8), e39138.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134-143.
- Baselga, A., & Orme, C. D. L. (2012). betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), 808-812.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48.
- Baumgartner, M. T., Baumgartner, G., & Gomes, L. C. (2017). Spatial and temporal variations in fish assemblage: testing the zonation concept in small reservoirs. *Brazilian Journal of Biology*, 78(3), 487-500.
- Baxter, C. V., Fausch, K. D., Murakami, M., & Chapman, P. L. (2004). Fish Invasion Restructures Stream And Forest Food Webs By Interrupting Reciprocal Prey Subsidies. *Ecology*, 85(10), 2656-2663.
- Bennett, J. A., Stotz, G. C., & Cahill, J. F. (2014). Patterns of phylogenetic diversity are linked to invasion impacts, not invasion resistance, in a native grassland. *Journal of Vegetation Science*, 25(6), 1315-1326.
- Bizerril, C. R. S. F. (1999). A ictiofauna da bacia do Rio Paraíba do Sul. Biodiversidade e padrões biogeográficos. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 42(1), 1-12.
- Blackburn, T. M., Essl, F., Evans, T., et al. (2014). A Unified Classification of Alien Species Based on the Magnitude of their Environmental Impacts. *PLoS Biology*, 12(5), e1001850.
- Bøhn, T., Amundsen, P.-A., & Sparrow, A. (2008). Competitive exclusion after invasion? *Biological Invasions*, 10(3), 359-368.
- Botelho, M., Gomiero, L. M., & Braga, F. M. S. (2007). Feeding of *Oligosarcus hepsetus* (Cuvier, 1829) (Characiformes) in the Serra do Mar State Park - Santa Virgínia Unit, São Paulo, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 67(4), 741-748.
- Brito, M. F. G., Daga, V. S., & Vitule, J. R. S. (2020). Fisheries and biotic homogenization of freshwater fish in the Brazilian semiarid region. *Hydrobiologia*, 847(16), 3877-3895.
- Britton, J. R. (2022). Contemporary perspectives on the ecological impacts of invasive freshwater fishes. *Journal of Fish Biology*.
- Cavender-Bares, J., Hozak, K. H., Fine, P. V. A., & Kembel, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12(7), 693-715.
- CESP. (2000). Programa de manejo pesqueiro: plano de trabalho 2000-2001. São Paulo: CESP.

- Clavero, M., Hermoso, V., Aparicio, E., & Godinho, F. N. (2013). Biodiversity in heavily modified waterbodies: native and introduced fish in Iberian reservoirs. *Freshwater Biology*, 58(6), 1190-1201.
- Colautti, R. I., & Richardson, D. M. (2009). Subjectivity and flexibility in invasion terminology: too much of a good thing? *Biological Invasions*, 11(5), 1225-1229.
- Costa, I. D., & Angelini, R. (2020). Gut content analysis confirms the feeding plasticity of a generalist fish species in a tropical river. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 32(1), 1.
- Crooks, J. A. (2005). Lag times and exotic species: The ecology and management of biological invasions in slow-motion. *Écoscience*, 12(3), 316-329.
- Cucherousset, J., & Olden, J. D. (2011). Ecological impacts of non-native freshwater fishes. *Fisheries*, 36(5), 215-230.
- Daga, V. S., Olden, J. D., Gubiani, É. A., et al. (2020). Scale-dependent patterns of fish faunal homogenization in Neotropical reservoirs. *Hydrobiologia*, 847(16), 3759-3772.
- Daga, V. S., Skóra, F., Padial, A. A., et al. (2015). Homogenization dynamics of the fish assemblages in Neotropical reservoirs: comparing the roles of introduced species and their vectors. *Hydrobiologia*, 746(1), 327-347.
- de Moraes, M. B., Polaz, C. N. M., Caramaschi, E. P., Santos Júnior, S. S., Souza, G., & Carvalho, F. L. (2017). Espécies exóticas e alóctones da bacia do rio Paraíba do Sul: implicações para a conservação. *Biodiversidade Brasileira*, 7(1), 34-54.
- Dutra, M. C. F., Pereyra, P. E. R., Hallwass, G., Poesch, M., & Silvano, R. A. M. (2023). Fishers' knowledge on abundance and trophic interactions of the freshwater fish *Plagioscion squamosissimus* (Perciformes: Sciaenidae) in two Amazonian rivers. *Neotropical Ichthyology*, 21(1), e220041.
- Fragoso-Moura, E. N., Oporto, L. T., Maia-Barbosa, P. M., & Barbosa, F. A. R. (2016). Loss of biodiversity in a conservation unit of the Brazilian Atlantic Forest: the effect of introducing non-native fish species. *Brazilian Journal of Biology*, 76(1), 18-27.
- Franco, A. C. S., Petry, A. C., García-Berthou, E., & dos Santos, L. N. (2022). Invasive peacock basses (*Cichla* spp.) and decreased abundance of small native fish in Brazilian reservoirs. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 32(8), 1852-1866.
- Gower, J. C. (1971). A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics*, 27(4), 857-871.
- Gubiani, É. A., Ruaro, R., Ribeiro, V. R., et al. (2018). Non-native fish species in Neotropical freshwaters: how did they arrive, and where did they come from? *Hydrobiologia*, 817(1), 57-69.
- Hixon, M. A., & Jones, G. P. (2005). Competition, predation, and density-dependent mortality in demersal marine fishes. *Ecology*, 86(11), 2847-2859.
- Kembel, S. W., Ackerly, D. D., Blomberg, S. P., Cornwell, W. K., Cowan, P. D., & Helmus, M. R. (2020). *Picante: integrating phylogenies and ecology (Version 1.8.2)*. Retrieved from <https://cran.r-project.org/web/packages/picante/index.html>.

- Kirk, M. A., Maitland, B. M., & Rahel, F. J. (2020). Spatial scale, reservoirs and nonnative species influence the homogenization and differentiation of Great Plains—Rocky Mountain fish faunas. *Hydrobiologia*, 847, 3743–3757.
- Kitchell, J. F., Schindler, D. E., Ogutu-Ohwayo, R., & Reinhart, P. N. (1997). The Nile perch in Lake Victoria: interactions between predation and fisheries. *Ecological Applications*, 7(2), 653–664.
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299–305.
- Latini, A. O., & Petrere, M. (2004). Reduction of a native fish fauna by alien species: An example from Brazilian freshwater tropical lakes. *Fisheries Management and Ecology*, 11(1), 71–79.
- Leibold, M. A., Economo, E. P., & Peres-Neto, P. (2010). Metacommunity phylogenetics: Separating the roles of environmental filters and historical biogeography. *Ecology Letters*, 13(11), 1290–1299.
- Leitão, R. P., Zuanon, J., Villéger, S., Williams, S. E., Baraloto, C., Fortunel, C., Mendonça, F. P., & Mouillot, D. (2016). Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1828), 20160084.
- Li, D., Olden, J. D., Lockwood, J. L., Record, S., McKinney, M. L., & Ricciardi, A. (2020). Changes in taxonomic and phylogenetic diversity in the Anthropocene. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1924), 20200777.
- Lockwood, J. L., Hoopes, M. F., & Marchetti, M. P. (2013). *Invasion ecology*. John Wiley & Sons.
- Loiola, P. P., de Bello, F., Chytrý, M., Götzenberger, L., Carmona, C. P., Pyšek, P., & Lososová, Z. (2018). Invaders among locals: Alien species decrease phylogenetic and functional diversity while increasing dissimilarity among native community members. *Journal of Ecology*, 106(6), 2230–2241.
- MacDougall, A. S., Gilbert, B., & Levine, J. M. (2009). Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology*, 97(4), 609–615.
- Magurran, A. E. (2003). *Measuring biological diversity*. John Wiley & Sons.
- Magurran, A. E., Dornelas, M., Moyes, F., & Henderson, P. A. (2019). Temporal β diversity—A macroecological perspective. *Global Ecology and Biogeography*, 28(12), 1949–1960.
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112–118.
- Matsuzaki, S. S., Sasaki, T., & Akasaka, M. (2016). Invasion of exotic piscivores causes losses of functional diversity and functionally unique species in Japanese lakes. *Freshwater Biology*, 61(7), 1128–1142.
- McKinney, M. L. (2004). Do exotics homogenize or differentiate communities? Roles of sampling and exotic species richness. *Biological Invasions*, 6(4), 495–504.

- Milardi, M., Gavioli, A., Soana, E., Castaldelli, G., & Soininen, J. (2020). The role of species introduction in modifying the functional diversity of native communities. *Science of The Total Environment*, 699, 134364.
- Milardi, M., Gavioli, A., Soininen, J., & Castaldelli, G. (2019). Exotic species invasions undermine regional functional diversity of freshwater fish. *Scientific Reports*, 9(1), 17921.
- Moyle, P. B., & Light, T. (1996). Biological invasions of fresh water: Empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation*, 78(1-2), 149–161.
- Nakamura, G., Vicentin, W., Suárez, Y. R., & Duarte, L. (2020). A multifaceted approach to analyzing taxonomic, functional, and phylogenetic β diversity. *Ecology*, 101(11).
- Neves, M. P., Delariva, R. L., Guimarães, A. T. B., & Sanches, P. V. (2015). Carnivory during ontogeny of the *Plagioscion squamosissimus*: A successful non-native fish in a lentic environment of the upper Paraná River basin. *PLOS One*, 10(11), e0141651.
- Nobile, A. B., Cunico, A. M., & Vitule, J. R. S. (2020). Status and recommendations for sustainable freshwater aquaculture in Brazil. *Reviews in Aquaculture*.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., & Wagner, H. (2019). *Vegan: Community Ecology Package*. R Package Version 2.5-2.
- Olden, J. D., LeRoy Poff, N., Douglas, M. R., Douglas, M. E., & Fausch, K. D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(1), 18–24.
- Olden, J. D., & Poff, N. L. (2004). Ecological processes driving biotic homogenization: Testing a mechanistic model using fish faunas. *Ecology*, 85(7), 1867–1875.
- Olden, J. D., Poff, N. L., & Bestgen, K. R. (2006). Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado River Basin. *Ecological Monographs*, 76(1), 25–40.
- Olden, J. D., Kennard, M. J., & Pusey, B. J. (2008). Species invasions and the changing biogeography of Australian freshwater fishes. *Global Ecology and Biogeography*, 17(1), 25–37.
- ONS - Operador Nacional de Sistema Elétrico. Histórico da Operação. <http://ons.org.br/paginas/resultados-da-operacao/historico-da-operacao>, Acesso em 01 Março 2022.
- Pelicice, F. M., & Agostinho, A. A. (2009). Fish fauna destruction after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) in a Neotropical reservoir. *Biological Invasions*, 11(8), 1789–1801.
- Pelicice, F. M., Latini, J. D., & Agostinho, A. A. (2015). Fish fauna disassembly after the introduction of a voracious predator: Main drivers and the role of the invader's demography. *Hydrobiologia*, 746(1), 271–283.
- Pelicice, F. M., Agostinho, A. A., Azevedo-Santos, V. M., Bessa, E., Casatti, L., Garrone-Neto, D., ... & Zuanon, J. (2023). Ecosystem services generated by Neotropical freshwater fishes. *Hydrobiologia*, 850(12), 2903–2926.

- Pereira, F. W., & Vitule, J. R. S. (2019). The largemouth bass *Micropterus salmoides* (Lacepède, 1802): Impacts of a powerful freshwater fish predator outside of its native range. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 29(3), 639–652.
- Pérez-Toledo, G. R., Villalobos, F., Silva, R. R., & Miranda-Esquivel, D. R. (2022). Alpha and beta phylogenetic diversities jointly reveal ant community assembly mechanisms along a tropical elevational gradient. *Scientific Reports*, 12(1), 7728.
- Pla, L., Casanoves, F., & Di Rienzo, J. (2012). Functional diversity indices. In: *Quantifying Functional Biodiversity* (pp. 27-51). Springer, Dordrecht.
- Qian, H., Chu, C., Li, D., Wen, Z., & Song, Y. (2023). Effects of non-native species on phylogenetic dispersion of freshwater fish communities in North America. *Diversity and Distributions*, 29(2), 143–156.
- Queiroz-Sousa, J., Brambilla, E. M., Garcia-Ayala, J. R., & Rocha, D. C. (2018). Biology, ecology and biogeography of the South American silver croaker, an important Neotropical fish species in South America. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 28(4), 693–714.
- R Core Team. (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, <https://www.R-project.org/>.
- Rahel, F. J. (2002). Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 291–315.
- Renault, D., Hess, M. C. M., Braschi, J., & Assis, C. R. D. (2022). Advancing biological invasion hypothesis testing using functional diversity indices. *Science of The Total Environment*, 834, 155102.
- Ricciardi, A., & Mottiar, M. (2006). Does Darwin's naturalization hypothesis explain fish invasions? *Biological Invasions*, 8(6), 1403–1407.
- Rojas, P., Castro, S. A., Vila, I., & Jaksic, F. M. (2021). Exotic species elicit decoupled responses in functional diversity components of freshwater fish assemblages in Chile. *Ecological Indicators*, 133, 108364.
- Ruesink, J. L. (2005). Global analysis of factors affecting the outcome of freshwater fish introductions. *Conservation Biology*, 19(6), 1883–1893.
- Sharpe, D. M. T., De León, L. F., González, R., & Torchin, M. E. (2017). Tropical fish community does not recover 45 years after predator introduction. *Ecology*, 98(2), 412–424.
- Shuai, F., Lek, S., Li, X., & Zhao, T. (2018). Biological invasions undermine the functional diversity of fish community in a large subtropical river. *Biological Invasions*, 20(11), 2981–2996.
- Sobral, F. L., Lees, A. C., & Cianciaruso, M. V. (2016). Introductions do not compensate for functional and phylogenetic losses following extinctions in insular bird assemblages. *Ecology Letters*, 19(9), 1091–1100.
- Socolar, J. B., Gilroy, J. J., Kunin, W. E., & Edwards, D. P. (2016). How should beta-diversity inform biodiversity conservation? *Trends in Ecology & Evolution*, 31(1), 67–80.

- Souza, C. P. de, Rodrigues-Filho, C. A. de S., Barbosa, F. A. R., & Leitão, R. P. (2021). Drastic reduction of the functional diversity of native ichthyofauna in a Neotropical lake following invasion by piscivorous fishes. *Neotropical Ichthyology*, 19(3).
- Srivastava, D. S., Cadotte, M. W., MacDonald, A. A. M., Marushia, R. G., & Mirotnick, N. (2012). Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters*, 15(6), 637–648.
- Strauss, S. Y., Webb, C. O., & Salamin, N. (2006). Exotic taxa less related to native species are more invasive. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(15), 5841–5845.
- Strayer, D. L. (2012). Eight questions about invasions and ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 15(10), 1199–1210.
- Strayer, D. L., Eviner, V. T., Jeschke, J. M., & Pace, M. L. (2006). Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(11), 645–651.
- Teixeira, D. F., Neto, F. R. A., Gomes, L. C., Agostinho, A. A., & Pelicice, F. M. (2020). Invasion dynamics of the white piranha (*Serrasalmus brandtii*) in a Neotropical river basin. *Biological Invasions*, 22(3), 983–995.
- Teixeira, T. P., Pinto, B. C. T., Terra, B. de F., Estiliano, E. O., Gracia, D., & Araujo, F. G. (2005). Diversidade das assembléias de peixes nas quatro unidades geográficas do rio Paraíba do Sul. *Iheringia Série Zoologia*, 95(3), 347–357.
- Toussaint, A., Beauchard, O., Oberdorff, T., Brosse, S., & Villeger, S. (2014). Historical assemblage distinctiveness and the introduction of widespread non-native species explain worldwide changes in freshwater fish taxonomic dissimilarity. *Global Ecology and Biogeography*, 23(5), 574–584.
- Toussaint, A., Charpin, N., Beauchard, O., Grenouillet, G., & Villéger, S. (2018). Non-native species led to marked shifts in functional diversity of the world freshwater fish faunas. *Ecology Letters*, 21(11), 1649–1659.
- Tucker, C. M., & Cadotte, M. W. (2013). Unifying measures of biodiversity: Understanding when richness and phylogenetic diversity should be congruent. *Diversity and Distributions*, 19(8), 845–854.
- Tucker, C. M., Cadotte, M. W., Carvalho, S. B., Davies, T. J., Ferrier, S., Fritz, S. A., Grenyer, R., Helmus, M. R., Jin, L. S., Mooers, A. O., Pavoine, S., Purschke, O., Redding, D. W., Rosauer, D. F., Winter, M., & Mazel, F. (2017). A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews*, 92(2), 698–715.
- Villéger, S., Grenouillet, G., & Brosse, S. (2013). Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 22(6), 671–681.
- Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290–2301.
- Villéger, S., Miranda, J. R., Hernández, D. F., & Mouillot, D. (2010). Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation. *Ecological Applications*, 20(6), 1512–1522.

- Wang, J., Chen, L., Tang, W., Zhang, Q., & Dai, Q. (2021). Effects of dam construction and fish invasion on the species, functional and phylogenetic diversity of fish assemblages in the Yellow River Basin. *Journal of Environmental Management*, 293, 112863.
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 475–505.
- Welcomme, R. L. (1988). International introductions of inland aquatic species. *FAO Fisheries Technical Paper*, 294, 1–318.
- Winemiller, K. O., Fitzgerald, D. B., Bower, L. M., & Pianka, E. R. (2015). Functional traits, convergent evolution, and periodic tables of niches. *Ecology Letters*, 18(8), 737–751.
- Wood, S. N. (2017). *Generalized additive models*. Chapman and Hall/CRC.
- Zaret, T. M., & Paine, R. T. (1973). Species introduction in a tropical lake. *Science*, 182(4111), 449–455.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N. (2016). *Beginner's guide to zero-inflated models with R*. Highland Statistics Limited.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer.

CAPÍTULO II - Impactos de duas espécies de ciclídeos invasoras em reservatórios neotropicais sobre espécies funcional e filogeneticamente relacionadas

Resumo

Há várias lacunas de conhecimento na compreensão dos efeitos das invasões de espécies não-nativas, como os ciclídeos *Geophagus sveni* e *Satanoperca setepele*, em reservatórios neotropicais. Populares como peixes de aquário, ambas as espécies foram introduzidas em vários reservatórios no sudeste do Brasil. Testamos a hipótese de que a invasão dessas espécies prejudicou os concorrentes nativos em potencial e alterou a estrutura das assembleias de peixes nos reservatórios da bacia do Alto Rio Paraná. Utilizamos 23 anos de dados de monitoramento de longo prazo da fauna de peixes em quatro reservatórios no sudeste do Brasil após a introdução dessa espécie. Calculamos e correlacionamos a composição e os índices taxonômicos, funcionais e filogenéticos da ictiofauna com a abundância de *G. sveni* e *S. setepele*. Não houve correlações significativas entre esses índices e as abundâncias de espécies invasoras. No entanto, a abundância de uma espécie nativa comum (*Geophagus iporangensis*) foi negativamente correlacionada com a abundância de *G. sveni*. Além disso, a *G. sveni* tornou-se dominante na maioria dos reservatórios e explicou 6% da variação na composição da fauna de peixes, enquanto a *S. setepele* foi responsável por 2%. Nossos resultados indicam que a introdução do *G. sveni* alterou as assembleias de peixes locais, provavelmente por meio de mecanismos de competição. A espécie *G. sveni* é considerada altamente plástica (em termos de oportunismo trófico, adaptabilidade e tolerância), e tal característica pode aumentar sua capacidade competitiva, facilitando a dispersão e a colonização de novos ambientes e, consequentemente, seu potencial de invasão. As perturbações causadas por espécies invasoras detritívoras podem ser significativas, mas geralmente são menos estudadas em comparação com as invasoras predadoras, apesar de seu impacto sobre os principais serviços ecológicos, como a ciclagem de nutrientes e a produção primária.

Introdução

Os ecossistemas brasileiros de água doce apresentam a maior diversidade de peixes do mundo (Reis, 2013). No entanto, a rápida expansão da construção de barragens representa uma ameaça significativa a essa diversidade. O número de grandes reservatórios no Brasil aumentou 38,4% de 2008 a 2018 (Celestino & Makrakis, 2020). Nesses reservatórios, a complexidade estrutural do ambiente, incluindo diversos locais e tributários como áreas de origem, pode proporcionar estabilidade de longo prazo às comunidades de peixes (Marques et al., 2018). Essa estabilidade é alcançada depois que as comunidades se adaptam às diferentes fases hidrológicas e ecológicas que se seguem ao represamento

(Martinez et al., 1994; Turgeon et al., 2019). Apesar dessa resiliência, os reservatórios neotropicais são particularmente vulneráveis ao estabelecimento de espécies não-nativas (Daga et al., 2015).

As espécies não-nativas são definidas como aquelas que vivem fora de suas áreas de distribuição natural (Lockwood et al., 2013) e são consideradas invasoras quando se estabelecem em um habitat e se tornam abundantes/dominantes, ameaçando a biodiversidade (Colautti & Richardson, 2009). Os problemas associados a introduções bem-sucedidas que ocorrem entre regiões do mesmo país em ecossistemas de água doce são mais comuns em grandes nações, especialmente considerando os impactos negativos de invasões maciças, como as experimentadas no Brasil (Vitule et al., 2012; Pelicice et al., 2017; Bezerra et al., 2019). Os impactos ecológicos negativos incluem, entre outros, a diminuição da riqueza, da abundância e da distribuição espacial das populações nativas (Pelicice & Agostinho, 2009; Rodrigues et al., 2018; Vitule et al., 2019) e o declínio da pesca de subsistência (Doria et al., 2020). No entanto, os impactos de espécies não-nativas, especialmente aquelas translocadas entre ecorregiões, permanecem em grande parte inexplorados nas águas doces brasileiras (Rocha et al., 2023).

Estudos elucidativos *in situ* sobre processos ecológicos requerem comparações entre sistemas ou mudanças devido a distúrbios dentro dos sistemas (Bøhn et al., 2008). Além disso, para a maioria dos estudos de espécies não-nativas que tiveram impacto ecológico significativo, há poucos ou nenhum dado sobre a estrutura da comunidade residente pré-invasão, simplesmente porque os efeitos podem ocorrer depois de muito tempo, sendo que as mudanças geralmente são cumulativas e lentas (Strayer et al., 2006; Bøhn et al., 2008). Portanto, é essencial que os ecologistas adotem uma perspectiva de longo prazo para estudar os efeitos das espécies invasoras (Strayer et al., 2006). Os efeitos de longo prazo das espécies invasoras podem afetar diretamente uma série de componentes em ecossistemas de água doce, alterando a composição da comunidade (Olden et al., 2006; Strayer et al., 2006) e a abundância e distribuição de presas ou competidores (Rodrigues et al., 2018; Amundsen et al., 2019). Por meio de interações competitivas, as espécies invasoras podem levar a impactos ecológicos negativos sobre as espécies nativas, como declínio populacional ou extinção (Olden et al., 2006; Gozlan et al. 2010).

As relações interespecíficas entre peixes nativos e não-nativos se intensificam entre as espécies que competem assimetricamente quando uma delas apresenta habilidades competitivas superiores - um competidor superior (Bøhn et al., 2008; Tran et al., 2015). Isso se torna mais evidente nos casos em que o invasor e as espécies nativas são funcionalmente semelhantes, pois é mais provável que as espécies dependam dos mesmos recursos, como alimentos, habitat e outros elementos essenciais (Britton et al., 2017). Além disso, se as espécies nativas e não-nativas forem filogeneticamente relacionadas, as espécies não-nativas têm o potencial de suprimir ou excluir aquelas com menor

capacidade competitiva (Bøhn et al., 2008; Gois et al., 2015). Isso ocorre quando, ao escapar de seus inimigos naturais, ou ao serem expostas a menos inimigos, as espécies não-nativas têm sua capacidade competitiva aumentada no novo ambiente em relação a seu ambiente nativo (Ricciardi et al., 2017), bem como por meio de estratégias oportunistas que proporcionam alguma vantagem competitiva (Agostinho et al., 2003).

Os peixes carnívoros são considerados os invasores em potencial mais bem-sucedidos, pois seus recursos alimentares geralmente são altamente disponíveis durante a fase de estabelecimento de uma invasão (Moyle & Light, 1996). Muitos exemplos, como o caso dos tucunarés (*Cichla* spp.) introduzidos em habitats lênticos, demonstram que peixes predadores invasores podem ter consequências irreversíveis na estrutura da fauna de peixes (Zaret & Paine, 1973; Pelicice & Agostinho, 2009; Sharpe et al., 2017; Clavero et al., 2013; Pelicice et al., 2015; Franco et al., 2022). No entanto, a alta disponibilidade de detritos em ecossistemas de água doce, especialmente em habitats lênticos, devido aumento da área litorânea e outros fatores, também pode favorecer invasões biológicas por espécies detritívoras (Gido & Franssen, 2007; Agostinho et al., 2015; Tonella et al., 2018). No entanto, a dinâmica pela qual os peixes detritívoros não-nativos se estabelecem e seu eventual impacto na comunidade local de peixes não são tão bem conhecidos quanto os de suas contrapartes carnívoras.

Aqui nos concentramos em *Geophagus sveni* e *Satanoperca setepele*, duas espécies de ciclídeos onívoros-detritívoros não-nativos da bacia do Alto Rio Paraná (Gois et al., 2015). Ambas as espécies são nativas da bacia do rio Tocantins-Araguaia e provavelmente foram introduzidas pelo comércio de aquários (Gois et al., 2015; Ota et al., 2021). Antes da introdução do *G. sveni*, a espécie filogeneticamente relacionada *S. setepele* já existia na ictiofauna residente do rio Paraná (Ota et al., 2021) e era moderadamente abundante nas áreas invadidas na década de 1990 (Oliveira et al., 2003). *Geophagus sveni* tornou-se uma das principais espécies da pesca artesanal e científica na bacia do alto Paraná desde os primeiros registros de captura nessa bacia no início dos anos 2000 (Moretto et al., 2008; Gois et al., 2015; Kliemman et al., 2018; Campanha et al., 2019). A alta abundância de *G. sveni* em reservatórios da bacia do alto rio Paraná provavelmente reflete sua ampla distribuição e seu comportamento generalista na bacia (Moretto et al., 2008; Orlandi Neto et al., 2022, 2024). Essas características, combinadas com sua adaptabilidade a fortes distúrbios, sugerem que a invasora *G. sveni* tem uma alta capacidade competitiva, o que contribuiria para o sucesso de sua colonização (Gois et al., 2015; Orlandi Neto et al., 2022).

O presente estudo aborda a progressão temporal da invasão de *G. sveni* em quatro reservatórios no alto rio Paraná e sua possível competição com espécies nativas intimamente relacionadas em um período de 23 anos (1992-2015). Investigamos as variações temporais na abundância de *G. sveni* em relação a espécies estreitamente relacionadas filogenética ou funcionalmente. Nossa hipótese é que a

G. sveni é um competidor superior e sua invasão resultou no declínio de seus competidores. Além disso, investigamos as mudanças na diversidade das assembleias de peixes como possível resultado da invasão da *G. sveni*. Nossa hipótese é que a invasão alterou a composição e afetou negativamente a diversidade taxonômica, funcional e filogenética das comunidades locais de peixes nos reservatórios do alto rio Paraná.

Material e Métodos

Área de estudo e amostragem

O rio Paraná é uma das bacias mais represadas do mundo (Agostinho et al., 2008). O Alto rio Paraná inclui aproximadamente o primeiro terço da bacia do rio Paraná e tem uma área de drenagem de 891.000 km² (Agostinho et al., 2008). Usamos dados coletados pelo programa de gerenciamento pesqueiro da Companhia Energética de São Paulo (CESP) realizado entre 1992 e 2015 (exceto 1994, quando a amostragem não foi realizada) em quatro reservatórios na bacia do Alto Rio Paraná em 14 locais de amostragem (Figura 1). Detalhes das características limnológicas de cada reservatório na Tabela 1 do Material Suplementar. Os peixes foram amostrados pelo menos duas vezes por ano, cobrindo as estações seca e chuvosa, usando redes de emalhar com tamanhos de malha variando de 30 a 200 mm (detalhes em Material Suplementar Quadro 2). Os espécimes foram contados e identificados no menor nível taxonômico possível. A matriz de abundância de indivíduos coletados foi então transformada em unidade de esforço (CPUE) gerada a partir do número de indivíduos capturados por 1000m² de rede de emalhar instalada por 24h.

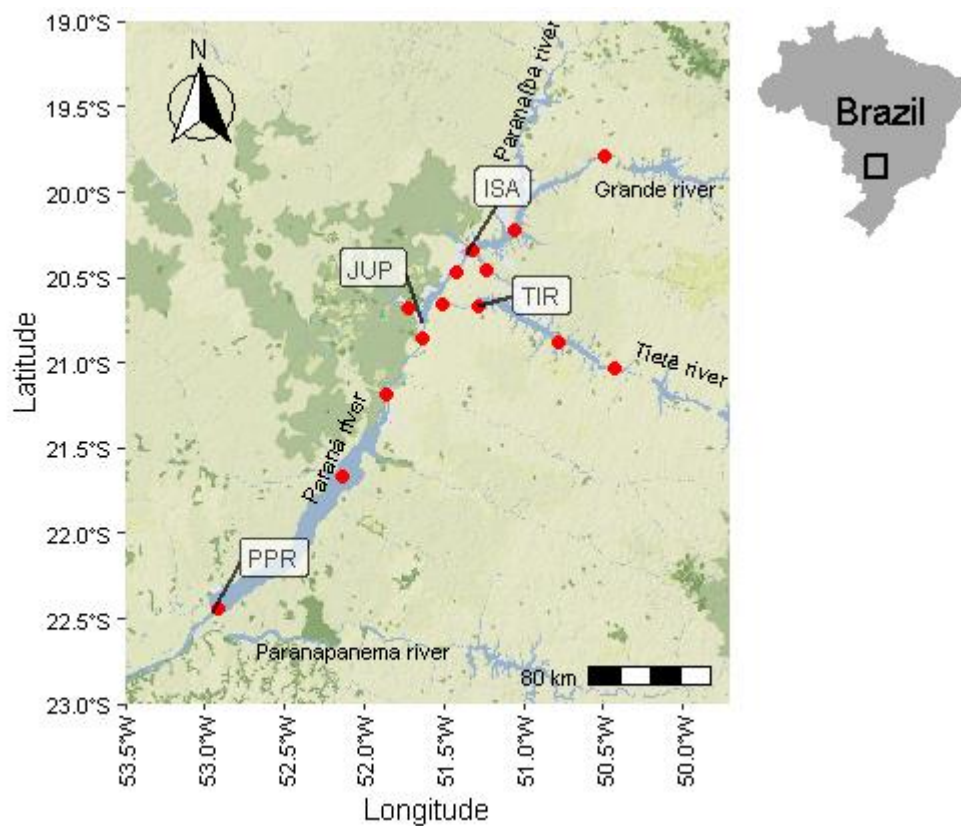


Figura 1. Localização dos pontos de coletas em quatro reservatórios na bacia do alto rio Paraná no Estado de São Paulo, sudeste do Brasil. Barragem dos reservatórios: ISA = Ilha Solteira; JUP = Jupia; PPR = Porto Primavera; TIR = Três Irmãos.

Análise dos dados

Todas as análises estatísticas foram realizadas usando o R (R Development Core Team, 2023). A matriz CPUE da fauna de peixes foi agrupada anualmente para cada local de amostragem de cada reservatório. As correlações de CPUE das espécies invasoras com métricas de diversidade alfa foram calculadas excluindo a CPUE de *G. sveni* e *S. setepele* para evitar raciocínio circular. Além disso, as correlações foram realizadas separadamente para cada espécie invasora preditora, usando dados desde sua primeira ocorrência.

Para traçar o perfil da estrutura da ictiofauna calculamos a diversidade alfa abrangendo dimensões taxonômicas, funcionais e filogenéticas para cada local em cada ano. A diversidade taxonômica foi expressa pela riqueza de espécies. A riqueza funcional (FRic), baseada na distância de Gower, foi usada como diversidade funcional (Villéger et al., 2013). Essa métrica foi quantificada usando dados das características funcionais de cada espécie: guilda trófica (detritívoro, onívoro, insetívoro, piscívoro, invertívoro ou herbívoro), posição da boca (inferior, subterminal, terminal ou superior), cuidado parental (sim ou não), migração (sim ou não), uso do habitat (demersal, bentopelágico ou pelágico) e tamanho máximo (<11 centímetros; 11-20 cm; 21-40 cm; 41-80 cm;

>80cm). A diversidade filogenética, expressa pela riqueza (PD Faith), foi quantificada por uma árvore filogenética (Tucker et al., 2017). A árvore foi construída pela estimativa neighbor-joining com base nas distâncias genéticas das sequências da subunidade I do citocromo oxidase (COI) de cada espécie de peixe. As sequências de COI foram obtidas do GenBank e a distância genética foi calculada usando o modelo de dois parâmetros de Kimura (Tsoupras et al., 2022). As funções “specpool” (Oksanen et al., 2019), “dbFD” (Laliberté & Legendre, 2010) e “pd” (Kembel et al., 2010) foram usadas para calcular a riqueza taxonômica, funcional e filogenética, respectivamente. Os competidores potenciais de *G. sveni* e *S. setepele* foram identificados com base na similaridade funcional (Gower) pelo critério de distância no agrupamento hierárquico da média dos grupos funcionais, permitindo a identificação de espécies que compartilham características funcionais semelhantes e interações competitivas potenciais (Pla et al., 2012).

Modelos aditivos generalizados (GAMs) foram usados para modelar a CPUE das espécies alvo (competidoras nativas e invasoras). Os padrões da abundância de cada competidor em potencial em função das espécies invasoras foram analisados separadamente usando modelos com distribuição gama inflada de zero utilizando a função “glmmTMB” (Bates et al., 2015). A relação entre as métricas de diversidade e a CPUE de espécies invasoras foi explorada usando regressões de modelo de efeito misto implementadas com a função “glmer” (Brooks et al., 2024). Os modelos foram construídos usando a abundância de cada competidor ou cada métrica de diversidade como variável de resposta e a CPUE de peixes invasores (*G. sveni* e *S. setepele*) como fator fixo, empregando “ano” e “reservatório” como fatores aleatórios para atenuar a variação temporal e espacial. Os resíduos do modelo foram inspecionados visualmente para avaliar as premissas de homogeneidade da variação e normalidade (Material suplementar Figura S2). Se aplicável, foi usada a distribuição gama, que é mais adequada para dados contínuos, como índices. Os dados de CPUE das espécies invasoras e competidoras, quando usados como variável preditora ou de resposta, foram transformados em $\log(x + 1)$ para melhor ajuste ao modelo.

Além disso, usamos a partição de variação (VP) (Borcard et al., 1992) para quantificar a importância relativa de *G. sveni* e *S. setepele* na explicação da composição da fauna de peixes. Na análise VP, a transformação de Hellinger (Legendre & Gallagher, 2001) foi usada para a matriz CPUE das assembleias de peixes, excluindo as espécies invasoras, e dois preditores: a CPUE Hellinger transformada de *G. sveni* e *S. setepele* como preditores. Usamos a função “varpart” (Oksanen et al., 2022) para determinar a contribuição relativa de cada preditor e “anova.cca” com 999 permutações (Oksanen et al., 2022) para testar a significância. O nível de significância foi fixado em $\alpha < 0,05$.

Resultados

O conjunto de dados de 1992 a 2015 (todos os dados disponíveis) consistiu em um total de 170.821 indivíduos pertencentes a 103 espécies de peixes (Quadro 1). Encontramos uma espécie de peixe local que era funcional e filogenética próxima a *G. sveni* e *S. setepele*: *Geophagus iporangensis* (nativo) (Figura 2). *Geophagus sveni* mostrou uma importância relativa alta no total de capturas ao longo dos anos (Figura 3a), com pico em 2006, representando até 18% da abundância da fauna total de peixes amostrada naquele ano. Os primeiros registros do *G. sveni* na bacia do Paraná ocorreram em 2000 em Ilha Solteira, em 2001 em Três Irmãos e Jupia, e em 2002 em Porto Primavera. A CPUE de *G. sveni* variou anualmente, com um aumento nos primeiros anos, e nos anos seguintes diminuiu ligeiramente e permaneceu relativamente estável (GAM; Figura 3b). A outra espécie não-nativa, *S. setepele*, foi detectada pela primeira vez em 1999, sua abundância aumentou até 2002, depois diminuiu e permaneceu estável nos anos seguintes (GAM; Figura 3b). A CPUE do *G. iporangensis* nativo diminuiu acentuadamente desde 2000 (GAM; Figura 3b) e a espécie não foi registrada na maioria dos anos subsequentes (Figura 3a,b). A CPUE do *G. iporangensis* nativo apresentou correlações negativas com o *G. sveni* (Figura 4a) e a espécie não foi registrada no reservatório da PPR. Padrões semelhantes foram observados ao avaliar os reservatórios de JUP e ISA separadamente (Figura 4b). O competidor nativo não apresentou correlação na CPUE com *S. setepele* nos dados combinados (Figura 4c) ou para cada reservatório (Figura 4d). Além disso, a CPUE de *S. setepele* não foi significativamente correlacionada com a de *G. sveni* para os dados combinados (Figura 5a), mas foi negativamente correlacionada no reservatório PPR (Figura 5b).

Quadro 1. Espécies registradas nos reservatórios de Ilha Solteira, Três Irmãos, Jupia e Porto Primavera, na bacia do alto rio Paraná, Brasil entre os anos de 1992 a 2015.

Ordem	Família	Espécies	Contagem
Acanthuriformes	Sciaenidae	<i>Plagioscion squamosissimus</i> Heckel, 1840	31774
Characiformes	Acestrorhynchidae	<i>Acestrorhynchus lacustris</i> (Lütken, 1875)	2810
	Anostomidae	<i>Leporellus vittatus</i> (Valenciennes in Cuvier & Valenciennes, 1850)	262
		<i>Leporinus friderici</i> (Bloch, 1794)	5291
		<i>Leporinus lacustris</i> Amaral Campos, 1945	1423
		<i>Leporinus octofasciatus</i> Steindachner, 1915	463
		<i>Leporinus</i> sp.	207
		<i>Leporinus striatus</i> Kner, 1858	383

Continua

Continuação

Ordem	Família	Espécies	Contagem
Characiformes	Anostomidae	<i>Megaleporinus macrocephalus</i> (Garavello & Britski, 1988)	66
		<i>Megaleporinus obtusidens</i> (Valenciennes, 1837)	894
		<i>Megaleporinus piavussu</i> (Britski, Birindelli, Garavello 2012)	644
		<i>Schizodon altoparanae</i> Garavello & Britski, 1990	1192
		<i>Schizodon borellii</i> (Boulenger, 1900)	7132
		<i>Schizodon</i> sp.	1496
		<i>Schizodon nasutus</i> Kner, 1858	3807
	Bryconidae	<i>Brycon orbignyanus</i> (Valenciennes in Cuvier and Valenciennes, 1850)	287
		<i>Salminus brasiliensis</i> (Cuvier, 1816)	89
		<i>Salminus hilarii</i> Valenciennes in Cuvier & Valenciennes, 1850	42
	Characidae	<i>Astyanax lacustris</i> (Lütken, 1875)	3915
		<i>Astyanax schubarti</i> Britski, 1964	9
		<i>Astyanax</i> sp.	7
		<i>Galeocharax gulo</i> (Cope, 1870)	158
		<i>Moenkhausia dichrourea</i> (Kner, 1858)	1739
		<i>Moenkhausia intermedia</i> Eigenmann, 1908	864
		<i>Psalidodon fasciatus</i> (Cuvier, 1819)	12
		<i>Rhaphiodon vulpinus</i> Agassiz in Spix & Agassiz, 1829	2851
		<i>Roeboides descalvadensis</i> Fowler, 1932	826
	Crenuchidae	<i>Characidium fasciatum</i> Reinhardt, 1867	48
	Curimatidae	<i>Cyphocharax modestus</i> (Fernández-Yépez 1948)	72
		<i>Cyphocharax nagelii</i> (Steindachner, 1881)	1736
		<i>Steindachnerina insculpta</i> (Fernández-Yépez 1948)	876
		<i>Steindachnerina</i> sp.	299
	Erythrinidae	<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i> (Spix & Agassiz, 1829)	11
		<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)	6949
	Hemiodontidae	<i>Hemiodus orthonops</i> Eigenmann & Kennedy, 1903	1015
	Parodontidae	<i>Apareiodon</i> sp. Eigenmann, 1916	288
		<i>Parodon nasus</i> Kner, 1859	4
	Prochilodontidae	<i>Prochilodus lineatus</i> (Valenciennes, 1836)	2494

Continua

Continuação

Ordem	Familia	Espécie	Contagem
Characiformes	Serrasalminidae	<i>Metynnis lippincottianus</i> (Cope, 1870)	11170
		<i>Myleus tiete</i> (Eigenmann & Norris, 1900)	686
		<i>Piaractus mesopotamicus</i> (Holmberg, 1887)	375
		<i>Serrasalmus</i> sp.	3705
		<i>Serrasalmus maculatus</i> Kner, 1858	6817
		<i>Serrasalmus marginatus</i> Valenciennes, 1836	3741
	Triportheidae	<i>Triportheus nematurus</i> (Kner, 1858)	888
Cichliformes	Cichlidae	<i>Astronotus crassipinnis</i> (Heckel, 1840)	94
		<i>Cichla kelberi</i> Kullander & Ferreira, 2006	2189
		<i>Cichla piquiti</i> Kullander & Ferreira, 2006	1163
		<i>Cichla</i> sp.	1495
		<i>Cichlasoma paranaense</i> Kullander, 1983	23
		<i>Crenicichla britskii</i> Kullander, 1982	561
		<i>Crenicichla lepidota</i> (Heckel, 1840)	7
		<i>Geophagus iporangensis</i> Haseman, 1911	2820
		<i>Geophagus sveni</i> Lucinda, Lucena & Assis, 2010	14732
		<i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus, 1758)	85
		<i>Satanoperca setepele</i> Ota Depra, Kullander, Graca & Pavanelli, 2022	3374
Gymnotiformes	Gymnotidae	<i>Gymnotus</i> aff. <i>carapo</i> Linnaeus, 1758	180
	Rhamphichthyidae	<i>Rhamphichthys hahni</i> (Meinken, 1937)	106
	Sternopygidae	<i>Eigenmannia trilineata</i> Lopez & Castello, 1966	101
		<i>Eigenmannia virescens</i> (Valenciennes, 1842)	3
Myliobatiformes	Potamotrygonidae	<i>Potamotrygon</i> sp.	11
		<i>Potamotrygon falkneri</i> Castex & Maciel, 1963	3
		<i>Potamotrygon motoro</i> (Müller & Henle, 1841)	2
Pleuronectiformes	Achiridae	<i>Catathyridium jenynsii</i> (Günther, 1862)	32
Siluriformes	Auchenipteridae	<i>Ageneiosus inermis</i> (Linnaeus, 1766)	289
		<i>Ageneiosus militaris</i> Valenciennes, 1835	194
		<i>Auchenipterus osteomystax</i> (Miranda Ribeiro, 1918)	5684
		<i>Trachelyopterus galeatus</i> (Linnaeus, 1766)	6485
	Callichthyidae	<i>Callichthys callichthys</i> (Linnaeus, 1758)	12

Continua

Continuação

Ordem	Familia	Espécie	Contagem
Siluriformes	Callichthyidae	<i>Hoplosternum littorale</i> (Hancock, 1828)	528
	Doradidae	<i>Pterodoras granulosus</i> (Valenciennes in Humboldt & Valenciennes, 1821)	434
		<i>Rhinodoras dorbignyi</i> (Kner, 1855)	83
		<i>Trachydoras paraguayensis</i> (Eigenmann & Ward in Eigenmann, McAtee & Ward, 1907)	3248
	Heptapteridae	<i>Pimelodella</i> sp.	335
		<i>Pimelodella vittata</i> (Lutken, 1874)	9
	Loricariidae	<i>Hypostomus ancistroides</i> (Ihering, 1911)	26
		<i>Hypostomus commersonii</i> Valenciennes, 1836	9
		<i>Hypostomus regani</i> (Ihering, 1905)	115
		<i>Hypostomus</i> sp.	365
		<i>Hypostomus</i> sp. 1	621
		<i>Hypostomus</i> sp. 2	168
		<i>Hypostomus</i> sp. 3	13
		<i>Hypostomus uruguayensis</i> Reis, Weber & Malabarba, 1990	235
		<i>Loricaria</i> sp.	5
		<i>Loricariichthys platymetopon</i> Isbrücker & Nijssen, 1979	5478
		<i>Megalancistrus parananus</i> (Peters, 1881)	309
		<i>Proloricaria prolixa</i> (Isbrücker & Nijssen, 1978)	8
		<i>Pterygoplichthys ambrosettii</i> (Holmberg, 1893)	1292
		<i>Rhinelepis aspera</i> Spix & Agassiz, 1829	686
		<i>Rineloricaria</i> sp.	348
	Pimelodidae	<i>Hemisorubim platyrhynchos</i> (Valenciennes in Cuvier & Valenciennes, 1840)	765
		<i>Hypophthalmus oremaculatus</i> Nani & Fuster, 1947	1313
		<i>Iheringichthys labrosus</i> (Lutken, 1874)	602
		<i>Pimelodus heraldoi</i> Azpelicueta, 2001	7
		<i>Pimelodus maculatus</i> Lacépède, 1803	3258
		<i>Pimelodus ornatus</i> Kner, 1858	85

Continua

entre nos anos de 1992 a 2015. Coeficiente de correlação cofenética = 80%. As espécies relacionadas ao *Geophagus sveni* e *Satanoperca setepele* estão destacadas a direta na linha em vermelho

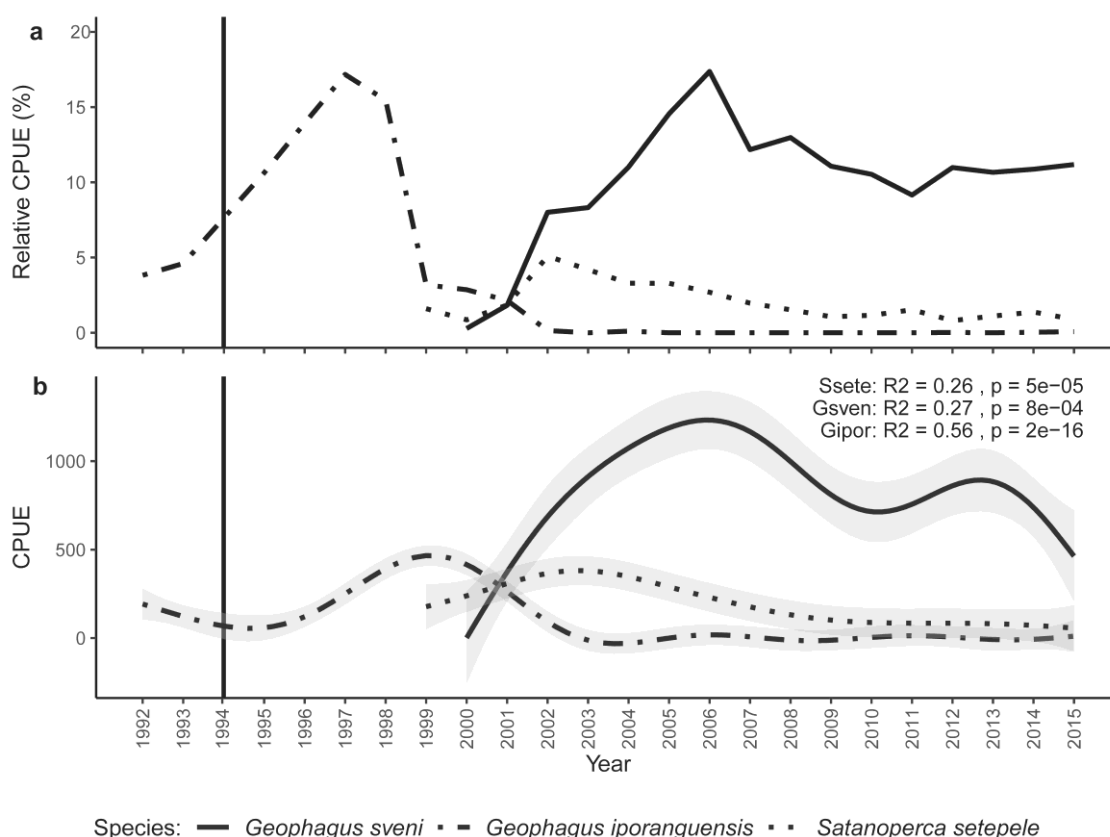


Figura 3. Relação da CPUE total (a) e abundância relativa (b) de espécies do gênero *Geophagus* e *Satanoperca pappaterra* com o ano (1992-2015) para os dados combinados de quatro reservatórios (Ilha Solteira, Jupia, Porto Primavera e Três Irmãos) na bacia do alto rio Paraná. A linha sólida vertical representa o ano em que a amostragem não foi realizada, e o fundo cinza representa o período anterior ao primeiro registro do *G. sveni* não-nativo na bacia.

As métricas de diversidade (taxonômica, funcional e filogenética) não foram significativamente correlacionadas com a abundância de *G. sveni* ou *S. setepele* em todos os locais (Figura 6) ou em cada reservatório (Figura 7). A análise de variância usando a análise de partição de variação (VP) indicou que 8% da variação na composição dos peixes foi atribuída aos efeitos combinados da CPUE de *G. sveni* e *S. setepele* ($p = 0,01$, $F = 11,09$). Os efeitos exclusivos da CPUE de *G. sveni* explicaram 6% da variação ($p < 0,01$, $F = 15,21$), seguidos pelos 2% explicados pela CPUE de *S. setepele* ($p = 0,01$, $F = 5,88$).

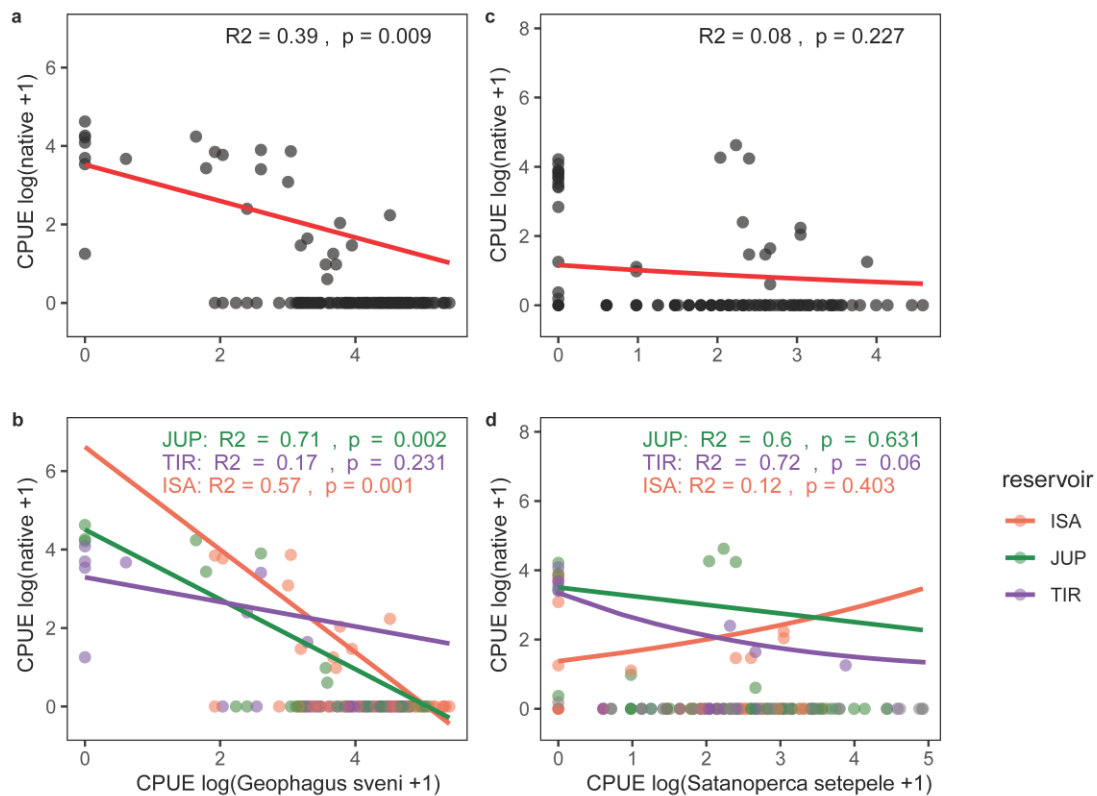


Figura 4. Modelos inflacionados com zero gama relacionando a captura por unidade de esforço (CPUE) de *Geophagus iporangensis* (nativo) na bacia do Alto Rio Paraná com a de *Geophagus sveni* (a) e *Satanoperca setepele* (b) e para cada reservatório amostrado (c e d, respectivamente). As CPUEs das espécies foram transformadas em $\log(x + 1)$. Reservatório: ISA = Ilha Solteira; JUP = Jupia; TIR = Três Irmãos.

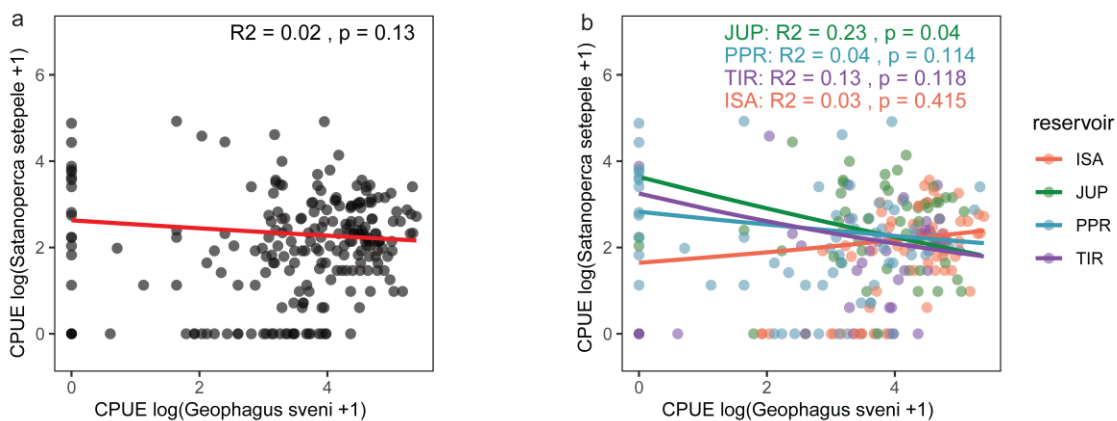


Figura 5. Modelos inflacionados com zero gama relacionando a captura por unidade de esforço (CPUE) de *Satanoperca setepele* com a de *Geophagus sveni* na bacia do Alto Rio Paraná (a) e para cada reservatório amostrado (b). As CPUEs das espécies foram transformadas em $\log(x + 1)$. Reservatório: ISA = Ilha Solteira; JUP = Jupia; TIR = Três Irmãos, PPR = Porto Primavera.

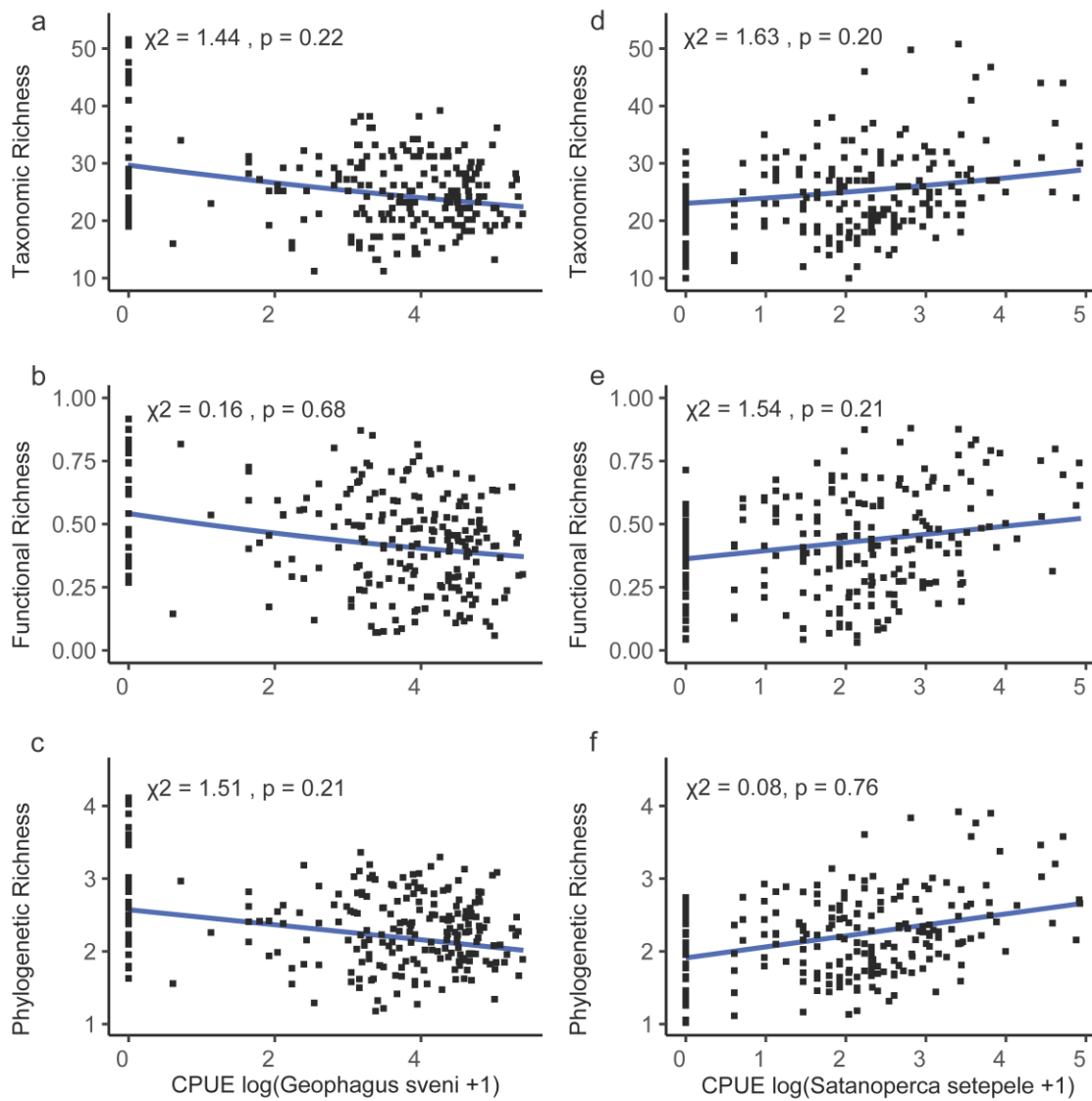


Figura 6. Regressões lineares de efeitos mistos das variáveis de estrutura da fauna de peixes (riqueza taxonômica, funcional e filogenética) com a captura por unidade de esforço (CPUE) de *Geophagus sveni* (a, b e) e CPUE de *Satanoperca setepele* para dados combinados da bacia do Alto Rio Paraná. A CPUE dos preditores foi transformada em $\log(x + 1)$.

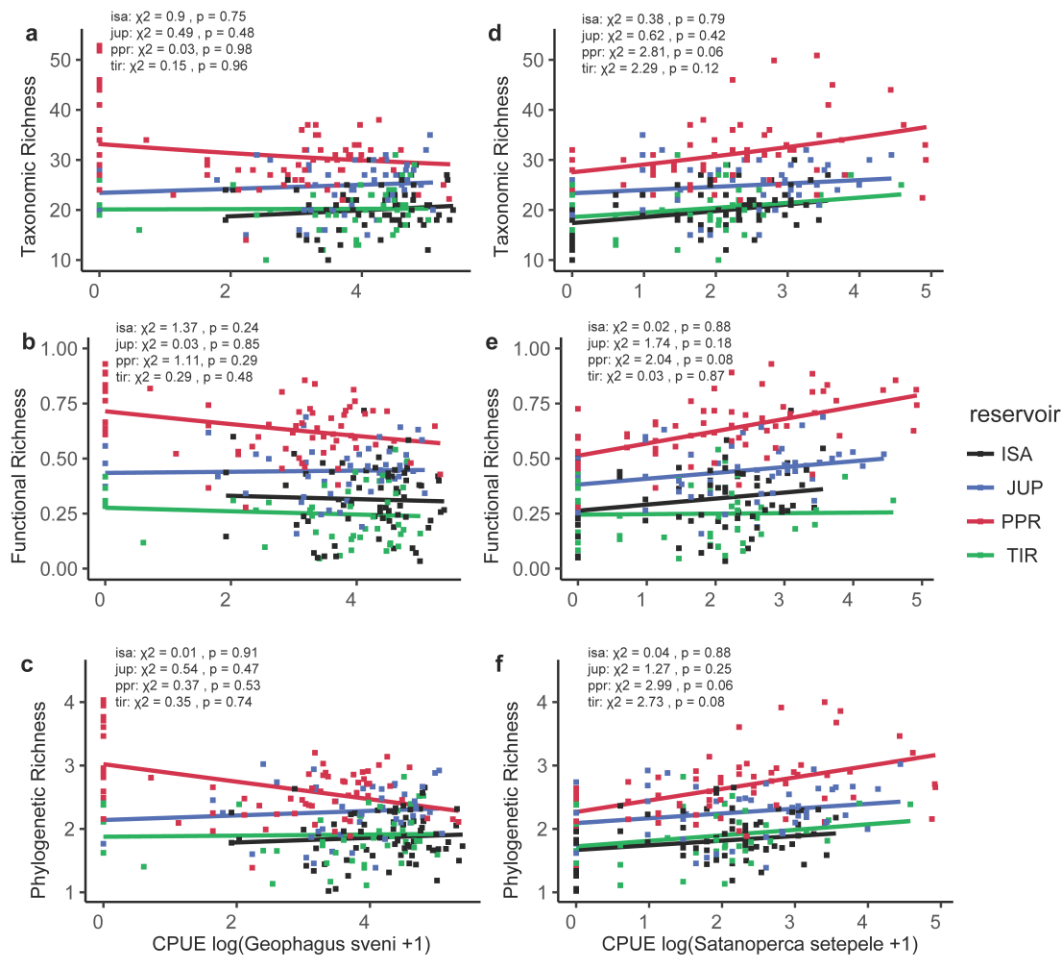


Figura 7. Regressões lineares de efeitos mistos das variáveis de estrutura da fauna de peixes (riqueza taxonômica, funcional e filogenética) com a captura de *Geophagus sveni* (CPUE) (a, b e) e CPUE de *Satanoperca setepele* para cada reservatório na bacia do Alto Rio Paraná. Reservatório: Reservatório: ISA = Ilha Solteira; JUP = Jupia; PPR = Porto Primavera; TIR = Três Irmãos.

Discussão

Este estudo avaliou as consequências da invasão de *G. sveni* e *S. setepele* em um período de 23 anos em reservatórios neotropicais do Alto Rio Paraná. Nossos resultados indicam que o processo de invasão de ambas as espécies alterou a ictiofauna nos reservatórios do Alto Rio Paraná. Embora seu aumento em abundância não tenha alterado significativamente os índices de diversidade medidos, as espécies invasoras, especialmente *G. sveni*, mudaram a composição e a dinâmica populacional da ictiofauna. Mais notavelmente, a introdução de *G. sveni* coincidiu com o desaparecimento da espécie congênere nativa *G. iporangensis* na bacia do Alto Rio Paraná, o que corrobora nossa hipótese inicial.

O declínio de peixes nativos após a introdução de uma espécie filogeneticamente relacionada foi documentado em estudos anteriores nessa bacia (Rodrigues et al., 2018; Ganassin et al., 2020). O *G. iporangensis* nativo era considerado uma importante espécie de pesca comercial e artesanal local,

sendo uma espécie abundante e comum nos reservatórios da bacia do Alto Rio Paraná (Castro & Arcifa, 1987; Cesp, 2001; Castro et al., 2004). No entanto, esse cenário mudou após a invasão de suas espécies congêneres. O efeito negativo de *G. sveni* sobre a espécie nativa *G. iporangensis* pode ser explicado pela estratégia de partição de recursos e sobreposição de características de história de vida entre espécies filogeneticamente e funcionalmente próximas (Olden et al., 2006), e as tendências ecológicas e estratégias oportunistas indicam que *G. sveni* teve melhor desempenho na competição e provavelmente assumiu o papel ecológico da espécie nativa.

Uma segunda espécie invasora, *S. setepele*, é filogeneticamente relacionada (um membro da tribo Geophagini (Ilves et al., 2018)) e funcionalmente semelhante às duas espécies de *Geophagus*. Embora a abundância de *S. setepele* não tenha aumentado na mesma magnitude que a de *G. sveni* ou demonstrado um processo de “invasão por fusão” (Simberloff & Von Holle, 1999), a introdução síncrona de duas ou mais espécies pode resultar em efeitos aditivos ou sinérgicos nas interações competitivas com as espécies nativas (Braga et al., 2020). Além disso, apesar da evidência limitada de uma correlação direcional entre as duas espécies não-nativas, o declínio temporal das capturas de *S. setepele* foi evidente. A possibilidade de exclusão competitiva por *G. sveni* no Alto Rio Paraná não deve ser descartada, como também observado por Gois et al. (2015).

Se uma espécie introduzida compartilha requisitos ecológicos com um congênere nativo, seu sucesso no estabelecimento e na disseminação depende de suas habilidades competitivas relativas (Ayala et al., 2007). Embora a *G. iporangensis* e a *G. sveni* sejam espécies monogâmicas com cuidado biparental, o congênere invasor acaba apresentando comportamento de *mouthbrooding* (ou seja, alojar seus ovos na boca) na presença de predadores (de Oliveira & da Graça, 2020; Brandão, 2020), o que aumenta a taxa de sobrevivência da ninhada (Smith & Wootton, 1995). Além disso, essa espécie invasora é caracterizada por desova fracionada, maturidade precoce, comportamento territorial e alta capacidade de dispersão e colonização de novos ambientes (Gois et al., 2015), bem como alto investimento reprodutivo (Moretto et al., 2008). Em conjunto, essas características melhoram sua capacidade competitiva e aumentam a probabilidade de sucesso da invasão (Ricciardi et al., 2013).

Vários estudos destacaram a vantagem competitiva de invasores carnívoros para o sucesso da invasão (Moyle & Light, 1996; Davide et al., 2022; Orlandi Neto et al., 2024). No entanto, uma dieta onívora-detritívora tem se mostrado uma estratégia eficaz para invasores (Gois et al., 2015; Tonella et al., 2018). Considerada uma espécie generalista onívora, *G. sveni* consome principalmente detritos, algas, moluscos e insetos aquáticos (Moretto et al., 2008; Gois et al., 2015; Kliemann et al., 2018). Especificamente na bacia do alto rio Paraná, essa espécie não-nativa foi registrada como detritívora (Gois et al., 2015), onívora (Kliemann et al., 2018) e insetívora (Vidotto-Magnoni & Carvalho, 2009). Isso sugere alta plasticidade e oportunismo trófico em resposta às condições ambientais, bem como

uma capacidade significativa de adaptação a ambientes antropogênicos. Por exemplo, *G. sveni* foi observado consumindo restos de ração de uma fazenda aquícola e sendo seu principal recurso alimentar (Kliemann et al., 2018). Além disso, é fundamental considerar que *G. sveni* foi introduzido na bacia do rio Paraná por meio do comércio de aquários (Agostinho et al., 2021), e é provável que seus propágulos tenham sido menos infectados por parasitas (Michelan et al., 2023). A exposição a menos inimigos pode permitir que as espécies não-nativas realoquem recursos dos mecanismos de defesa para o crescimento e a reprodução, a fim de obter uma vantagem competitiva na chegada e, assim, dominar os concorrentes nativos (Ricciardi et al., 2013; Sarabeev et al., 2017; Michelan et al., 2023).

A cronologia dos primeiros registros de *G. sveni* (reservatório de Ilha Solteira em 2000, reservatórios de Três Irmãos e Jupia em 2001, e Porto Primavera em 2002) indica que a invasão provavelmente começou no trecho superior da bacia do Alto Rio Paraná. Além disso, registros posteriores no reservatório de Itaipu, em 2007 (Gois et al., 2015), e na porção média da bacia do rio Paraná, em 2015, no reservatório de Yacyretá (Argentina) (Benitez et al., 2018), sustentam que a dispersão dessa espécie começou nas porções superiores em direção às porções inferiores da bacia do rio Paraná. Assim, a espécie invasora pode ter se beneficiado da hidrovia Tietê-Paraná e dos canais de conexão dos reservatórios em sua propagação a jusante.

Além de sua rápida disseminação entre os reservatórios, *G. sveni* tornou-se uma das espécies mais abundantes na bacia do Alto Rio Paraná em menos de cinco anos após seu primeiro registro, representando 18% das capturas de peixes em 2006. Esse padrão de dinâmica de invasão pode ser explicado pela hipótese da flutuação de recursos, que postula que a suscetibilidade à invasão aumenta à medida que a disponibilidade de recursos aumenta (Davis et al., 2000; Magalhães et al., 2020). Pode-se presumir que os reservatórios contêm recursos não utilizados que são vantajosos para uma variedade de espécies introduzidas com um amplo espectro de nicho (Havel et al., 2005; Tonella et al., 2018). No entanto, o boom populacional de *G. sveni* em um período tão curto não é típico da dinâmica de espécies invasoras. Muitas espécies introduzidas não se tornam invasivas imediatamente ou em um curto período (Lockwood et al., 2013; Crooks, 2005; Gozlan et al., 2010; Clavero et al., 2013). Inicialmente, suas populações permanecem pequenas e apresentam pouca variação por um período prolongado (tempo de atraso) antes de sofrerem expansão subsequente (Crooks, 2005). Além disso, outro fator a ser considerado não é necessariamente uma mudança ecológica que ocorre entre o estágio críptico da dispersão e a eventual disseminação geográfica, mas sim uma falha na detecção de indivíduos devido à baixa densidade populacional (Lockwood et al., 2013).

Apesar do sucesso da invasão, com aparente rápido estabelecimento e disseminação, a *G. sveni* não teve efeito aparente na estrutura funcional, taxonômica e filogenética da ictiofauna local. Tal resultado contrariou nossas expectativas, pois tais mudanças são esperadas devido à alta capacidade

de dispersão, tolerância e oportunismo das espécies invasoras (Rahel, 2002; Vitule et al., 2021). Em ecossistemas brasileiros de água doce, ambientes invadidos geralmente apresentam declínio da diversidade taxonômica e funcional (Latini & Petrere Jr., 2004; Queiroz-Sousa et al., 2018; Leal et al., 2021; Souza et al., 2021; Orlandi Neto et al., 2024), pois a dinâmica de invasão pode ocupar parcialmente e/ou sobrepor nichos, prejudicando ou até extirpando espécies com seletividade de habitat (Milardi et al., 2019). Além disso, a menor diversidade filogenética é frequentemente observada como resultado de extirpações ou até mesmo da perda de um clado inteiro (Ernst et al., 2022). No entanto, a maioria dos estudos em águas doces brasileiras se concentrou em espécies de peixes predadores ou de grande porte (Rocha et al., 2023). Os estudos sobre os impactos das invasões de espécies de peixes de pequeno porte e não predadores, como *G. sveni*, são geralmente de curto prazo e limitados a descrever mudanças nas teias alimentares devido a efeitos de baixo para cima (Bezerra et al., 2018), alterações na composição da fauna local (Magalhães et al., 2020) ou o declínio de espécies intimamente relacionadas por mecanismos de competição (Gois et al., 2015; Ganassin et al., 2021). Considerando os serviços ecológicos prestados por níveis tróficos inferiores, como a ciclagem de nutrientes e a produção primária, a perturbação causada por espécies invasoras detritívoras pode ser substancial, mas diferente daquela associada a invasores predadores. Entretanto, essa questão ainda não foi suficientemente abordada. Assim, torna-se crucial avaliar o impacto nos sistemas invadidos, distinguindo os invasores que se alimentam em diferentes posições tróficas (Gido et al., 2007).

A bacia do alto rio Paraná tem um longo histórico de introduções de espécies carnívoras (Ruaro et al., 2020) em seus reservatórios, como *P. squamosissimus* e *Cichla* sp. (Material suplementar Figura 3). que têm o potencial de alterar significativamente a estrutura da fauna de peixes (Clavero et al., 2013; Pelicice et al., 2015; Sharpe et al., 2017; Franco et al., 2022; Orlandi Neto et al., 2024), incluindo mudanças permanentes (Sharpe et al., 2017). Além da introdução de carnívoros, no rio Paraná, a presença de reservatórios em cascata, bem como vários estressores antropogênicos (por exemplo, modificação de habitat e poluição por nutrientes) (Agostinho et al., 2008) contribuem para mudanças na composição dos peixes espacial e temporalmente (Daga et al., 2015, 2020). Além disso, embora as invasões de espécies possam levar a mudanças na composição das espécies, a diversidade alfa pode permanecer estável à medida que os invasores substituem os residentes (Dornelas et al., 2010). Assim, concomitantemente à invasão de *G. sveni*, as interações de invasões subsequentes e estressores antropogênicos podem causar impactos aditivos ou não aditivos. Portanto, seu efeito individual na diversidade alfa é difícil de estabelecer. Os processos propostos acima são complexos (Rolls et al., 2023), o que dificulta a previsão de padrões para a bacia (Daga et al., 2015) e também pode explicar a ausência de efeitos direcionais da *G. sveni* na estrutura da diversidade.

Concluindo, embora *G. sveni* e *S. setepele* possam não ter alterado significativamente a estrutura filogenética e funcional taxonômica na bacia do Alto Rio Paraná, essas espécies invasoras exerceram influência na composição das assembleias de peixes. Em particular, a população de uma espécie intimamente relacionada, a *G. iporangensis*, foi reduzida pela introdução da *G. sveni*. As habilidades competitivas e o menor número de inimigos podem ter proporcionado vantagens a esse invasor em relação à espécie nativa. Além disso, os efeitos da introdução e da subsequente invasão das comunidades de peixes em água doce ainda precisam ser estudados, especialmente nessa bacia, pois a maioria dos estudos é de curta duração (menos de um ano) ou não tem registro da fauna desde a introdução da espécie. Atualmente, a bacia está sendo afetada de várias maneiras, incluindo alterações nos padrões de fluxo de água devido à presença de várias represas a montante. Essas mudanças provavelmente estão remodelando a dinâmica da comunidade, introduzindo novas oportunidades de nicho para espécies exóticas. Além disso, há processos de invasão adicionais em andamento por diversas espécies de peixes, algumas das quais são filogeneticamente relacionadas às espécies locais, o que provavelmente provocará mais mudanças ecológicas. Isso destaca a importância e a necessidade de estudos de longo prazo para entender o processo e a dinâmica da invasão de espécies não predatórias e seu efeito sobre a comunidade residente. Essas pesquisas podem fornecer informações valiosas sobre os riscos ambientais da introdução de espécies.

Referências

- Abell, R., Thieme, M. L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., ... & Petry, P. (2008). Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience*, 58(5), 403-414.
- Agostinho, A. A., Ortega, J. C., Bailly, D., da Graça, W. J., Pelicice, F. M., & Júlio, H. F. (2021). Introduced cichlids in the Americas: distribution patterns, invasion ecology, and impacts. *The behavior, ecology and evolution of cichlid fishes*, 313-361.
- Agostinho, A. A., Pelicice, F. M., & Gomes, L. C. (2008). Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Brazilian journal of biology*, 68, 1119-1132.
- Agostinho, A. A., Suzuki, H. I., Fugi, R., Alves, D. C., Tonella, L. H., & Espindola, L. A. (2015). Ecological and life history traits of *Hemiodus orthonops* in the invasion process: looking for clues at home. *Hydrobiologia*, 746, 415-430.
- Agostinho, C. S., Hahn, N. S., & Marques, E. E. (2003). Patterns of food resource use by two congeneric species of piranhas (*Serrasalmus*) on the upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology*, 63, 177-182.

- Araújo, F. G., Pinto, B. C. T., & Teixeira, T. P. (2009). Longitudinal patterns of fish assemblages in a large tropical river in southeastern Brazil: evaluating environmental influences and some concepts in river ecology. *Hydrobiologia*, 618, 89-107.
- Ayala, J. R., Rader, R. B., Belk, M. C., & Schaalje, G. B. (2007). Ground-truthing the impact of invasive species: spatio-temporal overlap between native least chub and introduced western mosquitofish. *Biological Invasions*, 9, 857-869.
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67:1.
- Benitez, M. F., Cerutti, J. C., Aichino, D. R., & Baldo, D. (2018). Morphological and molecular identification of *Geophagus sveni* Lucinda, Lucena & Assis, 2010 (Cichlidae, Cichliformes) from the Paraná River basin, Argentina. *Check List*, 14(6), 1053-1058.
- Bezerra, L. A. V., Angelini, R., Vitule, J. R. S., Coll, M., & Sánchez-Botero, J. I. (2018). Food web changes associated with drought and invasive species in a tropical semiarid reservoir. *Hydrobiologia*, 817, 475-489.
- Bezerra, L. A. V., Freitas, M. O., Daga, V. S., Occhi, T. V. T., Faria, L., Costa, A. P. L., ... & Vitule, J. R. S. (2019). A network meta-analysis of threats to South American fish biodiversity. *Fish and Fisheries*, 20(4), 620-639.
- Bøhn, T., Amundsen, P. A., & Sparrow, A. (2008). Competitive exclusion after invasion?. *Biological Invasions*, 10, 359-368.
- Braga, R. R., Ribeiro, V. M., Padial, A. A., Thomaz, S. M., Affonso, I. D. P., Wojciechowski, J., ... & Vitule, J. R. S. (2020). Invasional meltdown: an experimental test and a framework to distinguish synergistic, additive, and antagonistic effects. *Hydrobiologia*, 847, 1603-1618.
- Brandão, M. L. (2020). Sociality, cognition and brain complexity in Neotropical cichlids. Tese (Doutorado em Biologia Animal) – Universidade Estadual Paulista (UNESP), São José do Rio Preto.
- Britton, J. R., Ruiz-Navarro, A., Verreycken, H., & Amat-Trigo, F. (2018). Trophic consequences of introduced species: Comparative impacts of increased interspecific versus intraspecific competitive interactions. *Functional Ecology*, 32(2), 486-495.
- Castro, R. M. C., & Arcifa, M. S. (1987). Comunidades de peixes de reservatórios no sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 47(4), 493-500.
- Castro, R., Casatti, L., Santos, H. F., Melo, A. L., Martins, L. S., Ferreira, K. M., ... & Langeani, F. (2004). Estrutura e composição da ictiofauna de riachos da bacia do rio Grande no estado de São Paulo, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica*, 4, 01-39.
- Clavero, M., Hermoso, V., Aparicio, E., & Godinho, F. N. (2013). Biodiversity in heavily modified waterbodies: native and introduced fish in Iberian reservoirs. *Freshwater Biology*, 58(6), 1190-1201.
- Colautti, R. I., & Richardson, D. M. (2009). Subjectivity and flexibility in invasion terminology: too much of a good thing?. *Biological Invasions*, 11, 1225-1229.
- Crooks, J. A. (2005). Lag times and exotic species: The ecology and management of biological invasions in slow-motion1. *Ecoscience*, 12(3), 316-329.

- Davide, C., Ilaria, B., Chiara, B., Stefano, B., Mattia, I., Silvia, Z., & Pietro, V. (2022). Non-native fish assemblages display potential competitive advantages in two protected small and shallow lakes of northern Italy. *Global Ecology and Conservation*, 35, e02082.
- Daga, V. S., Olden, J. D., Gubiani, É. A., Piana, P. A., Padial, A. A., & Vitule, J. R. (2020). Scale-dependent patterns of fish faunal homogenization in Neotropical reservoirs. *Hydrobiologia*, 847, 3759-3772.
- Daga, V. S., Skóra, F., Padial, A. A., Abilhoa, V., Gubiani, E. A., & Vitule, J. R. S. (2015). Homogenization dynamics of the fish assemblages in Neotropical reservoirs: comparing the roles of introduced species and their vectors. *Hydrobiologia*, 746, 327-347.
- Davis, M. A., Grime, J. P., & Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of ecology*, 88(3), 528-534.
- de Oliveira, R. C., & da Graça, W. J. (2020). Encephalon gross morphology of the cichlid *Geophagus sveni* (Cichlidae: Geophagini): Comparative description and ecological perspectives. *Journal of Fish Biology*, 97(5), 1363-1374.
- Doria, C. R. C., dos Santos Catâneo, D. T. B., Torrente-Vilara, G., & Simoes Vitule, J. R. (2020). Is there a future for artisanal fishing in the Amazon? The case of *Arapaima gigas*. *Management of Biological Invasions*, 11(1).
- Dornelas, M., Gotelli, N. J., McGill, B., Shimadzu, H., Moyes, F., Sievers, C., & Magurran, A. E. (2014). Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. *Science*, 344(6181), 296-299.
- dos Santos, N. C. L., de Santana, H. S., Ortega, J. C. G., Dias, R. M., Stegmann, L. F., da Silva Araujo, I. M., ... & Agostinho, A. A. (2017). Environmental filters predict the trait composition of fish communities in reservoir cascades. *Hydrobiologia*, 802, 245-253.
- Dunn, A.M.; Hatcher, M.J. (2015). Parasites and biological invasions: parallels, interactions, and control. *Trends in Parasitology*, v. 31, p. 189–99
- Ernst, A. R., Barak, R. S., Hipp, A. L., Kramer, A. T., Marx, H. E., & Larkin, D. J. (2022). The invasion paradox dissolves when using phylogenetic and temporal perspectives. *Journal of Ecology*, 110(2), 443-456.
- Faquim, R. C. P., Teresa, F. B., Borges, P. P., Machado, K. B., & Nabout, J. C. (2022). Differential responses of fish assemblages to environmental and spatial factors are mediated by dispersal-related traits in Neotropical streams. *Freshwater Science*, 41(4), 549-563.
- Franco, A. C. S., García-Berthou, E., & Dos Santos, L. N. (2021). Ecological impacts of an invasive top predator fish across South America. *Science of The Total Environment*, 761, 143296.
- Franco, A. C. S., Petry, A. C., García-Berthou, E., & dos Santos, L. N. (2022). Invasive peacock basses (*Cichla* spp.) and decreased abundance of small native fish in Brazilian reservoirs. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 32(11), 1852-1866.
- Ganassin, M. J. M., Garcia-Berthou, E., Rodrigues, A. C., do Nascimento, C. P., Muniz, C. M., Baumgartner, M. T., ... & Gomes, L. C. (2021). The invasion of an alien characiform fish and the

- decline of a native congener in a Neotropical river-floodplain system. *Hydrobiologia*, 848(9), 2189-2201.
- Gido, K. B., & Franssen, N. R. (2007). Invasion of stream fishes into low trophic positions. *Ecology of Freshwater Fish*, 16(3), 457-464.
- Gois, K. S., Pelicice, F. M., Gomes, L. C., & Agostinho, A. A. (2015). Invasion of an Amazonian cichlid in the Upper Paraná River: facilitation by dams and decline of a phylogenetically related species. *Hydrobiologia*, 746, 401-413.
- Gómez, A. & Nichols, E. (2013). Neglected wildlife: Parasitic biodiversity as a conservation target. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, v. 2, p. 222–227.
- Gozlan, R. E., Britton, J. R., Cowx, I., & Copp, G. H. (2010). Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of fish biology*, 76(4), 751-786.
- Havel, J. E., Lee, C. E., & Vander Zanden, J. M. (2005). Do reservoirs facilitate invasions into landscapes?. *BioScience*, 55(6), 518-525.
- Hudgins, E. J., Cuthbert, R. N., Haubrock, P. J., Taylor, N. G., Kourantidou, M., Nguyen, D., ... & Courchamp, F. (2023). Unevenly distributed biological invasion costs among origin and recipient regions. *Nature Sustainability*, 6(9), 1113-1124.
- Ilves, K. L., Torti, D., & López-Fernández, H. (2018). Exon-based phylogenomics strengthens the phylogeny of Neotropical cichlids and identifies remaining conflicting clades (Cichliformes: Cichlidae: Cichlinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 118, 232-243.
- Kembel SW, Ackerly DD, Blomberg SP, Cornwell WK, Cowan PD, Helmus MR. (2020). *picante*: integrating phylogenies and ecology. Version 1.8. 2.
- Kliemann, B. C. K., Delariva, R. L., de Arruda Amorim, J. P., da Silva Ribeiro, C., da Silva, B., Silveira, R. V., & Ramos, I. P. (2018). Dietary changes and histophysiological responses of a wild fish (*Geophagus cf. proximus*) under the influence of tilapia cage farm. *Fisheries Research*, 204, 337-347.
- Kraft, N. J., Adler, P. B., Godoy, O., James, E. C., Fuller, S., & Levine, J. M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional ecology*, 29(5), 592-599.
- Laliberté E, Legendre P (2010) A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91:299–305.
- Latini, A. O., & Petrere Jr, M. (2004). Reduction of a native fish fauna by alien species: an example from Brazilian freshwater tropical lakes. *Fisheries management and Ecology*, 11(2), 71-79.
- Leal, L. B., Hoeinghaus, D. J., Compson, Z. G., Agostinho, A. A., Fernandes, R., & Pelicice, F. M. (2021). Changes in ecosystem functions generated by fish populations after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) (Perciformes: Cichlidae). *Neotropical Ichthyology*, 19.
- Legendre, P., & Gallagher, E. D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129, 271-280.
- Lockwood, J. L., Hoopes, M. F., & Marchetti, M. P. (2013). *Invasion ecology*. John Wiley & Sons.

- Magalhaes, A. L., Daga, V. S., Bezerra, L. A., Vitule, J. R., Jacobi, C. M., & Silva, L. G. (2020). All the colors of the world: biotic homogenization-differentiation dynamics of freshwater fish communities on demand of the Brazilian aquarium trade. *Hydrobiologia*, 847, 3897-3915.
- Martinez, P. J., Chart, T. E., Trammell, M. A., Wulschleger, J. G., & Bergersen, E. P. (1994). Fish species composition before and after construction of a main stem reservoir on the White River, Colorado. *Environmental Biology of Fishes*, 40, 227-239.
- Mazzoni, R., & Iglesias-Rios, R. (2002). Environmentally related life history variations in *Geophagus brasiliensis*. *Journal of Fish Biology*, 61(6), 1606-1618.
- Michelan, G., Lehun, A. L., Muniz, C. M., & Takemoto, R. M. (2023). Absence of parasites in non-native fish from a Neotropical floodplain: evidence for the enemy release hypothesis. *Environmental Biology of Fishes*, 1-10.
- Moretto, E. M., Marciano, F. T., Velludo, M. R., Fenerich-Verani, N., Espindola, E. L. G., & Rocha, O. (2008). The recent occurrence, establishment and potential impact of *Geophagus proximus* (Cichlidae: Perciformes) in the Tietê River reservoirs: an Amazonian fish species introduced in the Paraná Basin (Brazil). *Biodiversity and Conservation*, 17, 3013-3025.
- Moyle, P. B., & Light, T. (1996). Biological invasions of fresh water: empirical rules and assembly theory. *Biological conservation*, 78(1-2), 149-161.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., ... & Imports, M. A. S. S. (2019). Package ‘vegan’. *Community ecology package*, version, 2(9).
- Olden, J. D., Poff, N. L., & Bestgen, K. R. (2006). Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado River Basin. *Ecological Monographs*, 76(1), 25-40.
- Olden, J. D., Poff, N. L., Douglas, M. R., Douglas, M. E., & Fausch, K. D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in ecology & evolution*, 19(1), 18-24.
- Orlandi Neto, A., Franceschini, L., Dias, J. H. P., Ribeiro, C. D. S., & Ramos, I. P. (2024). Endoparasitic helminth fauna and diet of *Geophagus sveni* (Pisces) in Upper Paraná River basin. *Parasitology Research*, 123(5), 1-11.
- Orlandi Neto, A., Amorim, R. V., Delariva, R. L., Camargo, A. F. M., Veríssimo-Silveira, R., & Ramos, I. P. (2022). Structure and composition of ichthyofauna associated with cage fish farming and compared to a control area after severe drought in a Neotropical reservoir. *Neotropical Ichthyology*, 20.
- Pelicice, F. M., & Agostinho, A. A. (2009). Fish fauna destruction after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) in a Neotropical reservoir. *Biological Invasions*, 11(8), 1789-1801.
- Pelicice, F. M., Azevedo-Santos, V. M., Vitule, J. R., Orsi, M. L., Lima Junior, D. P., Magalhães, A. L., ... & Agostinho, A. A. (2017). Neotropical freshwater fishes imperilled by unsustainable policies. *Fish and fisheries*, 18(6), 1119-1133.
- Pelicice, F. M., Pompeu, P. S., & Agostinho, A. A. (2015). Large reservoirs as ecological barriers to downstream movements of Neotropical migratory fish. *Fish and Fisheries*, 16(4), 697-715.

- Perkins, S.E.; White, T.; Gillingham, E. (2017). Parasite community interactions in an invasive vole e from focal introduction to wave front. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, v. 4;6, p. 412–419.
- Queiroz-Sousa, J., Brambilla, E. M., Garcia-Ayala, J. R., Travassos, F. A., Daga, V. S., Padial, A. A., & Vitule, J. R. S. (2018). Biology, ecology and biogeography of the South American silver croaker, an important Neotropical fish species in South America. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 28, 693-714.
- R Core Team (2023). R: A Language and Environment for Statistical Computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>.
- Rahel, F. J. (2002). Homogenization of freshwater faunas. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1), 291-315.
- Reis, R. E. (2013). Conserving the freshwater fishes of South America. *International Zoo Yearbook*, 47(1), 65-70.
- Ricciardi, A., Blackburn, T. M., Carlton, J. T., Dick, J. T., Hulme, P. E., Iacarella, J. C., ... & Aldridge, D. C. (2017). Invasion science: a horizon scan of emerging challenges and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*, 32(6), 464-474.
- Ricciardi, A., Hoopes, M. F., Marchetti, M. P., & Lockwood, J. L. (2013). Progress toward understanding the ecological impacts of nonnative species. *Ecological monographs*, 83(3), 263-282.
- Rocha, B. S., García-Berthou, E., & Cianciaruso, M. V. (2023). Non-native fishes in Brazilian freshwaters: identifying biases and gaps in ecological research. *Biological Invasions*, 25(5), 1643-1658.
- Rodrigues, A. C., de Santana, H. S., Baumgartner, M. T., & Gomes, L. C. (2018). Coexistence between native and nonnative species: the invasion process and adjustments in distribution through time for congeneric piranhas in a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia*, 817, 279-291.
- Rolls, R. J., Deane, D. C., Johnson, S. E., Heino, J., Anderson, M. J., & Ellingsen, K. E. (2023). Biotic homogenization and differentiation as directional change in beta diversity: synthesizing driver–response relationships to develop conceptual models across ecosystems. *Biological Reviews*, 98(4), 1388-1423.
- Sarabeev, V., Balbuena, J. A., & Morand, S. (2017). Testing the enemy release hypothesis: abundance and distribution patterns of helminth communities in grey mullets (Teleostei: Mugilidae) reveal the success of invasive species. *International Journal for Parasitology*, 47: 687–696).
- Sharpe, D. M. T., De León, L. F., González, R., & Torchin, M. E. (2017). Tropical fish community does not recover 45 years after predator introduction. *Ecology*, 98(2), 412-424.
- Simberloff, D. & Von Holle, D. (1999). Positive interactions of nonindigenous species. *Biological Invasions* 1: 21–32.
- Smith, C., & Wootton, R. J. (1995). The costs of parental care in teleost fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 5, 7-22.
- Strayer, D. L., Eviner, V. T., Jeschke, J. M., & Pace, M. L. (2006). Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in ecology & evolution*, 21(11), 645-651.

- Tedesco, P. A., Oberdorff, T., Lasso, C. A., Zapata, M., & Hugueny, B. (2005). Evidence of history in explaining diversity patterns in tropical riverine fish. *Journal of Biogeography*, 32(11), 1899-1907.
- Tonella, L. H., Fugì, R., Vitorino, O. B., Suzuki, H. I., Gomes, L. C., & Agostinho, A. A. (2018). Importance of feeding strategies on the long-term success of fish invasions. *Hydrobiologia*, 817, 239-252.
- Tran, T. N. Q., Jackson, M. C., Sheath, D., Verreycken, H., & Britton, J. R. (2015). Patterns of trophic niche divergence between invasive and native fishes in wild communities are predictable from mesocosm studies. *Journal of Animal Ecology*, 84(4), 1071-1080.
- Tsoupas, A., Papavasileiou, S., Minoudi, S., Gkagkavouzis, K., Petriki, O., Bobori, D., ... & Triantafyllidis, A. (2022). DNA barcoding identification of Greek freshwater fishes. *PloS one*, 17(1), e0263118.
- Tucker C.M., Cadotte M.W., Carvalho S.B., et al (2017) A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews* 92:698–715.
- Turgeon, K., Turpin, C., & Gregory-Eaves, I. (2019). Boreal river impoundments caused nearshore fish community assemblage shifts but little change in diversity: a multiscale analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 76(5), 740-752.
- Turgeon, K., Turpin, C., & Gregory-Eaves, I. (2019). Dams have varying impacts on fish communities across latitudes: a quantitative synthesis. *Ecology Letters*, 22(9), 1501-1516.
- Vidotto-Magnoni, A. P., & Carvalho, E. D. (2009). Aquatic insects as the main food resource of fish the community in a Neotropical reservoir. *Neotropical Ichthyology*, 7, 701-708.
- Villéger S, Grenouillet G, Brosse S (2013) Decomposing functional β -diversity reveals that low functional β -diversity is driven by low functional turnover in European fish assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 22:671–681.
- Vitule, J. R. S., Skóra, F., & Abilhoa, V. (2012). Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Diversity and Distributions*, 18(2), 111-120.
- Vitule, J. R., Occhi, T. V., Carneiro, L., Daga, V. S., Frehse, F. A., Bezerra, L. A., ... & Braga, R. R. (2021). Non-native species introductions, invasions, and biotic homogenization in the Atlantic Forest. *The Atlantic Forest: History, Biodiversity, Threats and Opportunities of the Mega-diverse Forest*, 269-295.
- Vitule, J. R., Occhi, T. V., Kang, B., Matsuzaki, S. I., Bezerra, L. A., Daga, V. S., ... & Padial, A. A. (2019). Intra-country introductions unraveling global hotspots of alien fish species. *Biodiversity and Conservation*, 28, 3037-3043.
- Zago, A. C., Franceschini, L., Zocoller-Seno, M. C., Veríssimo-Silveira, R., Maia, A. A. D., Ikefuti, C. V., & Da Silva, R. J. (2013). The helminth community of *Geophagus proximus* (Perciformes: Cichlidae) from a tributary of the Paraná River, Ilha Solteira Reservoir, São Paulo State, Brazil. *Journal of Helminthology*, 87(2), 203-211.
- Zaret, T. M., & Paine, R. T. (1973). Species Introduction in a Tropical Lake: A newly introduced piscivore can produce population changes in a wide range of trophic levels. *Science*, 182(4111), 449-455.

CAPÍTULO III – Efeitos na estrutura da fauna de peixes podem ser prenunciados pelo nível trófico da espécie introduzida?

Resumo

A introdução de espécies não-nativas é um problema socioambiental crescente, especialmente no Brasil, onde a translocação de peixes entre ecorregiões pode impactar negativamente as bacias hidrográficas. Ferramentas como o AS-ISK (*Aquatic Species Invasiveness Screening Kit*) ajudam a avaliar o risco de invasão, mas são pouco aplicadas no Brasil devido à falta de dados ecológicos. Este estudo compara o potencial invasivo de duas espécies, *Geophagus sveni* e *Plagioscion squamosissimus*, investigando se o hábito alimentar influencia a perda de diversidade nativa local e o potencial invasivo. O estudo foi realizado em cinco reservatórios do estado de São Paulo, localizados nas bacias do alto rio Paraná e do Paraíba do Sul, onde dados de monitoramento ictiológico de longo prazo, coletados entre 1992 e 2016, foram analisados. Os peixes foram amostrados em 17 pontos usando redes de emalhar, e os dados foram transformados em valores de captura por unidade de esforço (CPUE). Foram utilizados dois métodos: a pontuação do potencial invasivo utilizando a ferramenta AS-ISK para a bacia do alto rio Paraná e Paraíba do Sul, e a análise de correlações entre as abundâncias dessas espécies invasoras e os índices de diversidade para espécies nativas (alfa e beta) nos locais onde *G. sveni* e *P. squamosissimus* foram introduzidas. As espécies de peixes *G. sveni* e *P. squamosissimus*, ambas classificadas com alto potencial invasivo, mostraram maior risco de impacto no setor ambiental em comparação ao setor comercial, com *P. squamosissimus* obtendo uma pontuação invasiva superior e maior confiança na avaliação. As guildas tróficas piscívora (7,6%) e a onívora (6,4%) de espécies não-nativas mostraram ser os melhores preditores da variação da estrutura da fauna nativas. Observou-se um declínio temporal na riqueza de espécies nativas nos reservatórios de Três Irmãos, Porto Primavera e Jaguari, com o declínio em Jaguari correlacionado ao aumento da abundância de *P. squamosissimus*; a diversidade beta temporal aumentou, indicando maior dissimilaridade na composição de espécies nativas, principalmente devido à perda de espécies. Efeitos dos mecanismos ecológicos pela interação de piscívoros não-nativos com as populações nativas podem ter maior magnitude devido a dietas especializadas em presas nativas e competição/predação intra-guilda. Nosso estudo amplia o entendimento sobre o impacto diferencial de espécies invasoras piscívoras e onívoras nas comunidades aquáticas, destacando a importância da guilda trófica na avaliação do potencial invasivo. Ainda, ambas espécies foram caracterizadas de alto risco, porém confirma-se que piscívoras, como *P. squamosissimus*, tendem a ter efeitos mais negativos na estrutura da diversidade do que as onívoras, como *G. sveni*, ressaltando a relevância tanto de análises correlacionais quanto do protocolo AS-ISK como uma ferramenta complementar na gestão de espécies não-nativas.

Introdução

No Brasil, os impactos e o potencial invasivo da maioria das espécies de peixes não-nativas em ecossistemas de água doce ainda são desconhecidos, especialmente para espécies translocadas de diferentes ecorregiões dentro de um mesmo país (Rocha et al., 2023). A maioria dessas espécies foi introduzida com o objetivo de estimular a pesca esportiva e comercial ou para a estocagem de peixes em reservatórios recém-formados no sudeste do Brasil (Agostinho et al., 2008; Nobile et al., 2018), além de outros vetores como o aquarismo, aquicultura e controle biológico (Rocha et al., 2023). Fatores como a distribuição e abundância no local introduzido, bem como os possíveis impactos na fauna nativa, são dimensões que constituem o potencial invasivo para espécie (Bernery et al., 2023). Assim, identificar os possíveis impactos negativos de espécies potencialmente invasoras e adotar medidas para evitar ou mitigar seus efeitos na biodiversidade residente representam desafios cada vez mais frequentes para gestores ambientais (Vitule et al., 2019; Magalhães et al., 2020; Bernery et al., 2022).

Várias ferramentas de suporte à decisão estão sendo desenvolvidas para avaliar o risco de invasão de espécies não-nativas. Ferramentas como o *Fish Invasiveness Screening Kit* (FISK) (Copp et al., 2005) e o seu sucessor *Aquatic Species Invasiveness Screening Kit* (AS-ISK) (Copp et al., 2016; Vilizzi et al., 2021) são aplicadas globalmente para categorizar espécies quanto ao seu potencial invasor (Vilizzi et al., 2021). Utilizando informações biogeográficas, ecológicas e históricas, essas ferramentas avaliam o risco de introdução e os possíveis impactos, facilitando o desenvolvimento de políticas de gestão mais informadas (Vilizzi et al., 2021). A AS-ISK possui uma arquitetura similar de questionário ao FISK, porém com adição questões que abordam diretamente os impactos socioeconômicos, serviços ecossistêmicos e os prováveis efeitos que as condições climáticas podem ter sobre os riscos de introdução, estabelecimento, dispersão e impacto (Copp et al. 2016). Alguns exemplos de sucesso têm sido alcançados no estudo da avaliação de risco quanto ao deslocamento e introduções de peixes em bacias hidrográficas de ecorregiões específicas da Inglaterra, Escócia, Irlanda (Vilizzi et al., 2019, 2021), Turquia (Tarkan et al., 2017), Croácia (Piria et al., 2015; Radocaj et al., 2021) e Estados Unidos (Lawson et al., 2015). Contudo, no Brasil, o protocolo AS-ISK ainda são pouco aplicados, sendo seu uso limitado em bacias hidrográficas do estado de São Paulo (Novais, 2023; Lomeu et al., 2024) e Paraná (Camargo et al., 2022).

O sucesso da invasão de uma espécie não-nativa é influenciado não somente pela probabilidade de a espécie ser transportada e introduzida, mas também por sua capacidade de sobreviver e dispersar no novo ambiente (Lockwood et al., 2013). Assim, o sucesso pode resultar da interação de vários fatores: a pressão de propágulos, características do histórico de vida, tempo de residência e características do ecossistema receptor, além de outros fatores (Lockwood et al., 2013; Bernery et al., 2022). As evidências sugerem que as espécies invasoras tendem a ter uma dieta generalista, ampla

tolerância ambiental e alta plasticidade, características que lhes permitem se ajustar a uma ampla gama de condições ambientais (Tonella et al., 2018; Bernery et al., 2023). Ainda, em ambientes de água doce que sofreram modificações de grande magnitude, como reservatórios, peixes piscívoros e onívoros são frequentemente considerados os mais favorecidos para o sucesso da invasão, devido à elevada disponibilidade de recursos para essas dietas após o barramento de um rio (Moyle & Light, 1996; Tonella et al., 2018; Garcia et al., 2018, 2021).

Em reservatório neotropicais, espécies onívoras apresentam elevada plasticidade alimentar, sendo capazes de alterar suas dietas conforme a disponibilidade local de recursos (Agostinho et al., 2016; Orlandi Neto et al., 2024a). Enquanto os piscívoros podem ser beneficiados pela alta disponibilidade de espécies forrageiras de pequeno porte (Tonella et al., 2018). Consequentemente, os efeitos das espécies não-nativas na nova área também variam de acordo com o nível trófico, o grupo funcional e a capacidade do invasor de modificar os habitats (Gallardo et al., 2016). Em geral, espécies piscívoras e onívoras de grande porte recebem mais atenção da comunidade científica, pois são conhecidas por reduzir a diversidade nativa e impactar negativamente os ecossistemas (Canonico et al., 2005; Rocha et al., 2023). Por exemplo, peixes predadores invasores podem ter consequências irreversíveis na composição e diversidade das assembleias de peixes nativos via interação presa-predador (Zaret & Paine, 1973; Sharpe et al., 2017). Onívoros podem afetar a abundância, diversidade e riqueza bentônica (O'Mara et al., 2024) ao se alimentarem de ovos de peixes nativos e invertebrados (Casatti, 2004; Garcia et al., 2018).

Tradicionalmente, os estudos identificam possíveis impactos e setores de risco afetados pelas invasões, utilizando correlações populacionais do invasor com fatores que consideram os padrões de diversidade nativa (Latini & Petrere Jr., 2004; Sharpe et al., 2017; Rodrigues et al., 2018; Agostinho et al., 2021). Embora as informações sobre a invasão e o impacto de muitas espécies ainda não sejam conclusivas, diversos estudos já relataram efeitos negativos em peixes nativos em diferentes níveis biológicos, podendo levar à extinção local, incluindo populações de espécies endêmicas e de importância econômica e social (Cucherousset & Olden, 2011; Britton & Orsi, 2012; Rocha et al., 2023). Além disso, há relatos de perdas na riqueza taxonômica das comunidades (Britton, 2022; Franco et al., 2022; Orlandi Neto et al., 2024b).

Entre as espécies com potencial invasivo ainda incerto, destacam-se *Geophagus sveni* e *Plagioscion squamosissimus*. Ambas estão presentes, estabelecidas e abundantes em diversos reservatórios das bacias do alto rio Paraná e Paraíba do Sul (Moretto et al., 2008; Orlandi Neto et al., 2022, 2024b). Para a espécie onívora-detritívora não-nativa *G. sveni* seus primeiros registros de captura na bacia do alto rio Paraná datam do início dos anos 2000 e possui relevante interesse econômico e comercial nas áreas colonizadas (Gois et al., 2015). Já a espécie piscívora *P. squamosissimus*, nativa

da bacia amazônica, também obteve sucesso nos ecossistemas invadidos, apresentando uma participação significativa nas capturas de pesca (Queiroz-Sousa et al., 2018). A introdução de *P. squamosissimus* no alto rio Paraná e na bacia do rio Paraíba do Sul provavelmente começou em meados dos anos 1970, estando atualmente ausente apenas em alguns reservatórios dos rios Paranapanema e Paraíba do Sul (Agostinho et al., 2005; Queiroz-Sousa et al., 2018).

Sendo a predação um forte mecanismo ecológico, causando assim, impactos negativos diretos na biomassa e riqueza da comunidade nativa (Bradley et al., 2019; Rejas et al., 2023), o presente capítulo propõe caracterizar e comparar o potencial invasivo de *P. squamosissimus* e *G. sveni*, além de investigar as possíveis perdas na diversidade local de espécies nativas decorrentes de suas respectivas posições tróficas. Nossa hipótese é que o hábito alimentar (nível trófico) da espécie introduzida influencia em seu potencial invasivo, e consequentemente, na diversidade de espécies nativas locais. As predições testadas foram: (i) espécies introduzidas com hábito piscívoro são potencialmente mais invasivas; (ii) a espécie piscívora *P. squamosissimus* causa mais impactos negativos diretos na comunidade nativa do que a espécie onívora *G. sveni*.

Material e métodos

Área de estudo e amostragem

Nosso estudo abrangeu cinco reservatórios do estado de São Paulo, sendo quatro localizados na bacia do alto rio Paraná (Ilha Solteira, Jupia e Porto Primavera, no rio Paraná e Três Irmãos, no rio Tietê) e um localizado na bacia Paraíba do Sul (Jaguari, no rio Jaguari) (Figura 1), no sudeste do Brasil. A descrição das características de cada reservatório e a quantidade e período de amostragem são apresentados no material suplementar (Material Suplementar Quadro 1). Todos os locais de estudos sofrem com estressores similares, como a introdução de espécies, a construção de usinas hidrelétricas e mudanças no uso do solo (Agostinho et al. 2008; Pinto et al., 2009; Pelicice et al., 2021).

Foram utilizados dados do monitoramento ictiológico de longo prazo realizado em 17 pontos amostrais nos reservatórios de Ilha Solteira, Três Irmãos, Jupia, Porto Primavera (bacia do alto Paraná) e Jaguari (bacia do Paraíba do Sul) pelo programa de manejo pesqueiro da Companhia Energética de São Paulo (CESP) do ano de 1992 até 2016. Os peixes foram coletados com redes de emalhar (malha de 30 a 200 mm, mais detalhes em Material Suplementar – Quadro 2) expostas por 24 h em cada ponto de amostragem, com 3 a 4 pontos amostrais por reservatório. Posteriormente, os peixes coletados foram contados e identificados até o menor nível taxonômico possível. A matriz de abundância dos indivíduos amostrados foi transformada em valores de captura por unidade de esforço (CPUE) gerados a partir do número de indivíduos capturados por 1000 m² de rede de emalhar durante 24 h, e agrupados por reservatório, ponto amostral e ano de coleta.

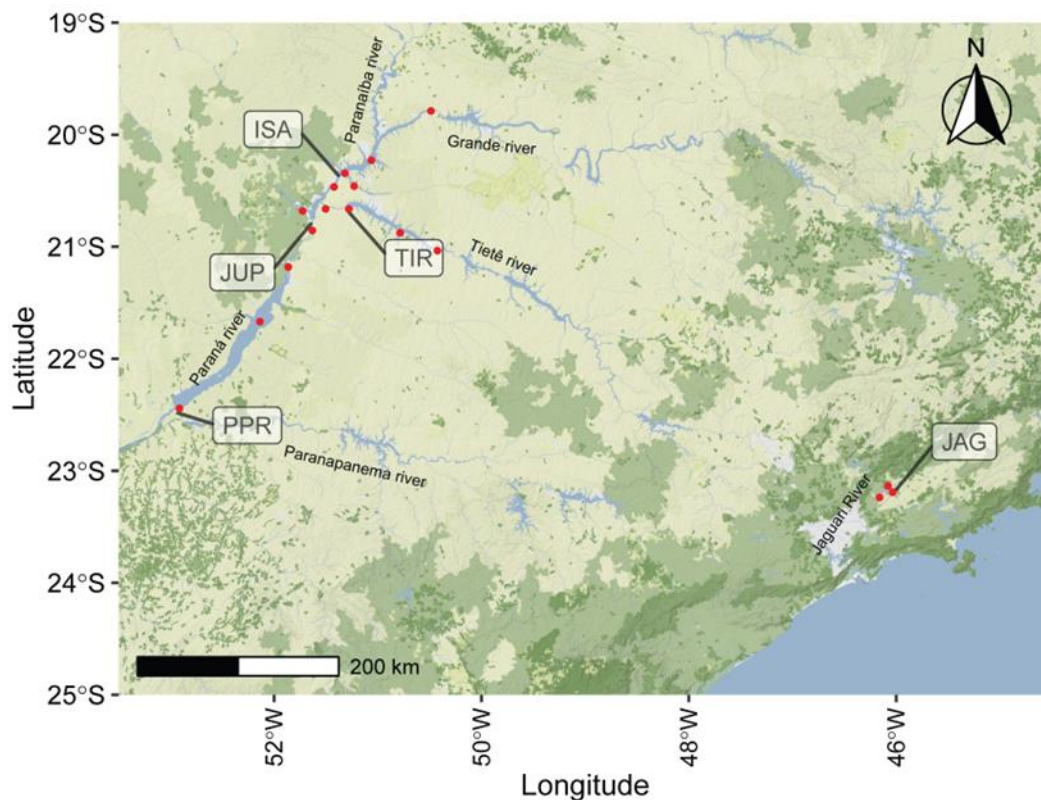


Figura 1. Localização dos 17 pontos amostrais (pontos vermelhos) em reservatórios da bacia do alto rio Paraná (ISA – Ilha Solteira, TIR – Três Irmãos, JUP – Jupia e PPR – Porto Primavera) e bacia do rio Paraíba do Sul (JAG – Jaguari) no estado de São Paulo, Sudeste do Brasil.

Análise dos dados

Para testar a hipótese de que espécies com hábitos piscívoros e onívoros são potencialmente mais invasivas, bem como a hipótese de que a espécie invasora piscívora *P. squamosissimus* tem impactos mais significativos na comunidade nativa do que a onívora *G. sveni*, foram utilizados dois métodos: 1- a triagem de pontuação da invasividade utilizando a ferramenta AS-ISK para a bacia do alto rio Paraná e Paraíba do Sul; e 2- a análise de correlações entre as abundâncias dessas espécies invasoras e os índices de diversidade para espécies nativas nos locais onde foram recentemente introduzidas, isto é, reservatórios amostrados do alto rio Paraná para *G. sveni* e, reservatório de Jaguari para *P. squamosissimus*. A AS-ISK foi conduzida para avaliar e pontuar o potencial risco invasivo de *P. squamosissimus* e *G. sveni*, comparando-os tanto com outras espécies que possuem pontuações registradas no alto rio Paraná (Camargo et al., 2022) e Paraíba do Sul (Novais, 2023). O AS-ISK consiste em 49 perguntas básicas que examinam os aspectos biogeográficos e biológicos do táxon que está sendo examinado, resultando em uma pontuação de Avaliação de Risco Básico (BRA), além de

seis questões referente a Avaliação de Mudanças Climáticas (CCA). A avaliação CCA não foi considerada no presente estudo devido ausência de informações referente a essa temática para as espécies *G. sveni* e *P. squamosissimus*.

Cada pergunta exigia uma resposta “sim/não” ou “não sei” quando a informação não estava disponível (Copp et al., 2005). Para obter uma avaliação válida, o avaliador forneceu para cada pergunta: uma resposta, uma justificativa para essa resposta e um grau de confiança para essa resposta (veja abaixo). Esses três elementos garantem que as respostas sejam apoiadas, sempre que possível, por fontes bibliográficas e uma explicação de sua confiança em cada resposta, que é um reflexo do conhecimento disponível para responder à pergunta. Para cada pergunta a confiança na resposta é classificada usando uma escala de 1 a 4 (1 = baixa; 2 = média; 3 = alta; 4 = muito alta), ao final, a ferramenta indica a escala de confiança do estado do conhecimento fornecido: muito baixo (0-0,05), baixo (0,05-0,33), médio (0,33-0,67), alto (0,67-0,95) e muito alto (0,95-1,00) (Vilizzi et al., 2022). As espécies foram classificadas a partir do *score* BRA, esta que varia de -20 a 68, como de baixo risco (pontuação < 1), médio risco (pontuação entre 1 e 22) ou alto risco (pontuação > 22) (Dodd et al., 2019). Para responder o questionário foi utilizado informações de periódicos científicos disponíveis na plataforma *Web of Science*, complementada por pesquisas adicionais no Google Scholar, e o *site* FishBase (<http://www.fishbase.org>). O questionário para cada espécie bem como as referências utilizadas para cada questão está detalhado no material suplementar (Material Suplementar – Quadro 3).

A partir da matriz de abundância das espécies nativas foram calculadas a riqueza de espécies e o índice de Simpson para cada ponto amostral no ano e reservatório amostrado para representar a diversidade alfa (Magurran, 2003). Para o cálculo da riqueza de espécies e índice de Simpson, utilizamos as funções *specnumber* e *diversity* do pacote “vegan” (Oksanen et al. 2019). O índice de diversidade beta temporal (TBI; Legendre 2019) também foi calculado separadamente em cada reservatório, comparando a variação da assembleia de peixes nativos entre o primeiro ano de coleta no ponto amostral e todos os anos subsequentes. O TBI é um índice de dissimilaridade que mede a mudança na composição da comunidade de um local ao longo do tempo, comparando um período temporal com o período subsequente (Legendre, 2019). Para computar tal índice foi usado o coeficiente de dissimilaridade de Jaccard com base em dados de presença e ausência das espécies. Esse índice varia de “0” (quando as comunidades em dois momentos são idênticas) a “1” (quando não há espécies compartilhadas entre as comunidades). Posteriormente, o TBI foi decomposto em perdas e ganhos de espécies entre as comparações temporais (Legendre, 2019). Para o cálculo do TBI e sua decomposição, utilizamos a função TBI do pacote “adespatial” (Dray et al., 2018). Uma vez que a riqueza de espécies apresentou variação espacial entre os reservatórios amostrados, optou-se por padronizar a riqueza de

espécies dentro de cada reservatório pelo método 'range', mitigando o viés espacial nas interpretações (Legendre & Legendre, 2012) e harmonizando as variáveis de diversidade alfa e beta na mesma escala (ou seja, de 0 a 1).

Após computar as variáveis da estrutura da diversidade alfa e beta temporal da assembleia de peixes nativos nos locais amostrados, foi realizada a análise de redundância (RDA) para avaliar como tais variáveis são influenciadas pela variação da abundância das guildas tróficas das espécies não-nativas. Para tal análise, as abundâncias das espécies não-nativas foram agrupadas em suas respectivas guildas tróficas (piscívoro, onívoro, detritívoro, invertívoro ou herbívoro) conforme a classificação proposta por Oliveira et al (2018), e somadas para cada ponto de amostragem no reservatório e ano amostrado e, posteriormente, transformadas em Hellinger (Legendre, 2019). Realizou-se a seleção progressiva das variáveis explicativas identificando as guildas importantes que explicam a variação na estrutura da fauna nativa (riqueza padronizada, índice de Simpson, perda e ganho de espécies). A análise RDA foi realizada com a função `rda` seguida da `ordiR2step` do pacote “vegan” (Oksanen et al. 2019). A combinação das informações fornecidas pela RDA e AS-ISK foram integradas para fornecer uma visão abrangente sobre a hipótese que hábito alimentar piscívoro pode ser mais invasivo do que onívoro e contextualizar potenciais impactos das espécies invasoras com base na sua guilda trófica.

Realizamos regressões lineares com efeitos mistos para correlacionar a abundância de cada guilda trófica com as variáveis de diversidade alfa e beta em cada reservatório ao longo dos anos de amostragem. Também aplicamos modelos lineares mistos para investigar se a espécie piscívora *P. squamosissimus* tem mais impactos negativos diretos na comunidade nativa de peixes do que a espécie onívora *G. sveni*, em seus respectivos reservatórios recém-inseridos (Ilha Solteira, Três Irmãos, Jupia e Porto Primavera para *G. sveni*; Jaguari para *P. squamosissimus*). Para essas análises, em cada reservatório, utilizamos como variáveis de resposta os índices de diversidade alfa (riqueza padronizada e índice de Simpson) e beta (TBI, ganho e perda de espécies), em função da abundância do invasor (seja *G. sveni* ou *P. squamosissimus*) desde seu primeiro ano de registro. O agrupamento temporal (Ano) e espacial (Ponto amostral) foi considerado como efeito aleatório no modelo, para controlar as variações temporais e o aninhamento espacial. As variáveis preditoras (abundâncias das guildas) foram transformadas em $\log(x + 1)$. Para comparar os efeitos da invasão entre *G. sveni* e *P. squamosissimus*, avaliamos o poder dos efeitos nos modelos lineares mistos, além da direção e magnitude das estimativas dos coeficientes para os efeitos fixos, considerando apenas aqueles com significância ($\alpha < 0,05$). Os pressupostos de linearidade, homoscedasticidade e normalidade foram verificados por meio de inspeções visuais de todas as variáveis medidas, utilizando histogramas, gráficos de densidade e gráficos Q-Q (Material Suplementar – Figura 5).

Resultados

Ambas as espécies foram classificadas com alto potencial invasivo, assim como outras espécies previamente documentadas na bacia do alto rio Paraná e Paraíba do Sul (Tabela 1). Destaca-se que *P. squamosissimus* na bacia do Paraíba do Sul obteve uma pontuação mais elevada em comparação com *G. sveni* no alto rio Paraná, 37 e 32 respectivamente, evidenciando seu potencial invasor superior ligeiramente maior. Para as pontuações AS-ISK de *G. sveni*, o nível de confiança foi igual a 0,7, enquanto para *P. squamosissimus* foi de 0,8. Ainda, as espécies caracterizadas como onívoras foram a maioria no grupo de espécies com alto risco de invasividade na bacia do alto rio Paraná (Tabela 1). Além de *G. sveni* outras três espécies da guilda onívora já foram classificadas com alta invasividade no alto rio Paraná, enquanto cinco espécies da guilda piscívora, incluindo *P. squamosissimus*, foram registradas nesse mesmo nível na bacia Paraíba do Sul. Quanto ao grau de impacto nos setores avaliados, ambas as espécies apresentaram as mesmas pontuações e com maior risco de impacto no setor ambiental (13) em comparação ao comercial (11) (Tabela 1).

Tabela 1. Pontuação obtida no AS-ISK para Avaliação Básica de Risco (BRA), além do potencial impacto nos setores ambiental e comercial, para as espécies avaliadas em suas guildas: *Geophagus sveni* e *Plagioscion squamosissimus*, e de outras espécies não-nativas com BRA anteriormente registradas nas bacias do alto Paraná (Camargo et al., 2022) e Paraíba do Sul (Novais, 2023). * indicam espécies avaliadas no presente estudo.

Local	Espécie	BRA	Ambiental	Comercial	Risco	Guilda
Alto Paraná	<i>Apteronotus albifrons</i>	5	2	11	Médio	Onívora
	<i>Coptodon rendalli</i>	33.5	9	13	Alto	Onívora
	<i>Geophagus sveni</i> *	32	13	11	Alto	Onívora
	<i>Oreochromis niloticus</i>	34.5	9	10	Alto	Onívora
	<i>Poecilia reticulata</i>	29.5	7	6	Alto	Onívora
Paraíba do Sul	<i>Cichla</i> sp.	38	17	13	Alto	Piscívora
	<i>Clarias gariepinus</i>	60	17	23	Alto	Onívora
	<i>Colossoma macropomum</i>	26	-3	9	Alto	Onívora
	<i>Cyphocharax gilbert</i>	-3	-1	-3	Baixo	Detritívora
	<i>Cyprinus carpio</i>	40	15	13	Alto	Onívora
	<i>Hoplias malabaricus</i>	34	12	11	Alto	Piscívora
	<i>Oreochromis niloticus</i>	46	12	19	Alto	Onívora
	<i>Piaractus mesopotamicus</i>	23	0	11	Alto	Onívora
	<i>Plagioscion squamosissimus</i> *	37	13	11	Alto	Piscívora
	<i>Rhamdia quelen</i>	25	5	7	Alto	Piscívora
	<i>Salminus</i> sp.	29	11	11	Alto	Piscívora

As guildas tróficas explicaram 18% da variação da estrutura das assembleias (Figura 2), sendo a guilda trófica piscívora a com maior efeito e valor de explicação (7,6%, $p = 0,01$) seguida de onívora

(6,4%, $p = 0,01$), invertívora (2,8%, $p = 0,01$) e detritívoras (1%, $p = 0,03$), a guilda herbívora não apresentou relações significativas sendo excluída após a seleção progressiva. A guilda onívora se associou positivamente ao ganho de espécies da diversidade beta, enquanto a guilda piscívora apresentou uma associação negativa com o índice de diversidade de Simpson (Figura 2). As guildas invertívoras e detritívoras mostraram associações positivas com o índice de Simpson (Figura 2).

Nas análises de correlação realizadas separadamente em cada reservatório, a guilda onívora apresentou uma correlação positiva com o componente de ganho de espécies na diversidade beta no reservatório de Jupia e a riqueza de espécies no reservatório Jaguari, mas correlacionou-se negativamente com a riqueza em Porto Primavera e com o índice de Simpson em Três Irmãos (Figura 3A). A guilda piscívora, por sua vez, foi negativamente correlacionada com a riqueza de espécies e o índice de Simpson nos reservatórios de Jaguari e Três Irmãos, enquanto mostrou uma correlação positiva com a riqueza de espécies no reservatório Jupia (Figura 3B). Além disso, a guilda invertívora exibiu uma correlação positiva com o ganho de espécies no reservatório Ilha Solteira (Figura 3C), enquanto a guilda herbívora apresentou uma relação negativa com a perda de espécies em Três Irmãos (Figura 3D). A guilda detritívora não apresentou correlações significativas, detalhes em Material Suplementar – Tabela 2.

Foi registrado o declínio na riqueza de espécies nativas de peixes ao longo dos anos nos reservatórios de Três Irmãos, Porto Primavera e Jaguari. Especificamente, no último, esse declínio foi também correlacionado pelo aumento da abundância de *P. squamosissimus* (Tabela 2). Simultaneamente, a diversidade beta temporal, demonstrada aqui através do índice de TBI e a perda e ganhos de espécies nativas, apresentou uma relação linear positiva ao longo dos anos, ou seja, a composição de espécies nativas se tornou cada vez mais dissimilar daquela encontrada no primeiro evento amostral após o registro das invasoras alvos, principalmente condicionada pela perda de espécies (Tabela 2 e Material suplementar Figura 4). Ainda, entre os reservatórios, apenas em Jaguari o componente da perda de espécies nativas demonstrou correlação com o aumento da abundância do invasor alvo (*P. squamosissimus*). O componente de ganho de espécies nativas não se alterou ao longo dos anos (Tabela 2 e Material suplementar Figura 4), e foi correlacionado, com efeito positivo, ao aumento da abundância do invasor alvo (*G. sveni*) em Três Irmãos (Tabela 2).

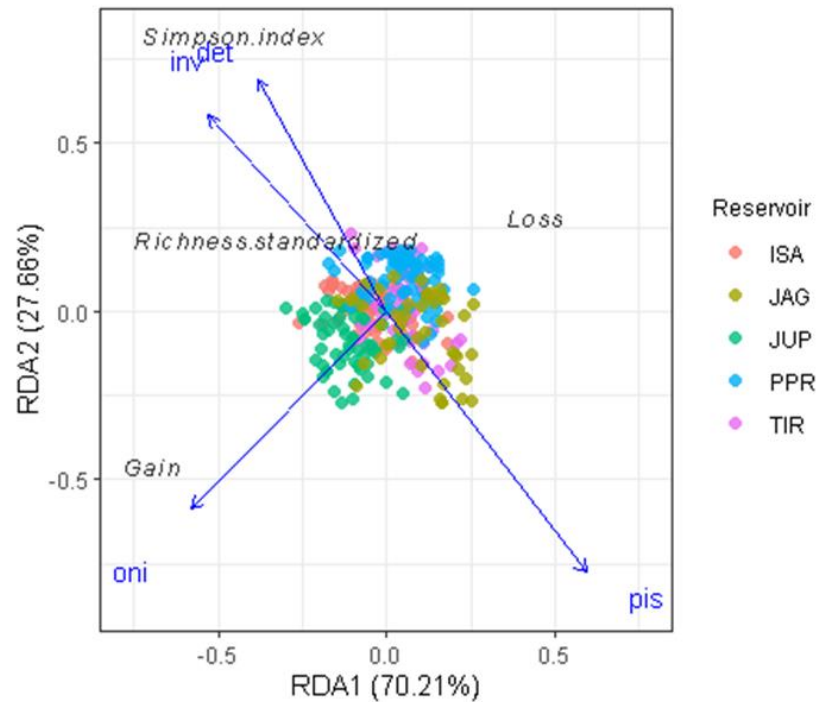


Figura 2. Ordenação da análise de redundância da estrutura da diversidade dos peixes nativos de diversidade alfa (riqueza de espécies padronizada e índice de Simpson) e beta (proporção de ganho e perda de espécies) para abundância das guildas tróficas (Detritívora = det; Invertívora = inv; Onívora = oni; Piscívora = pis). Diferentes cores representam os diferentes reservatórios do estudo: vermelho = ISA - Ilha Solteira; oliva = JAG - Jaguarí; verde = JUP - Jupia; azul = PPR - Porto Primavera; roxo = TIR - Três Irmãos).

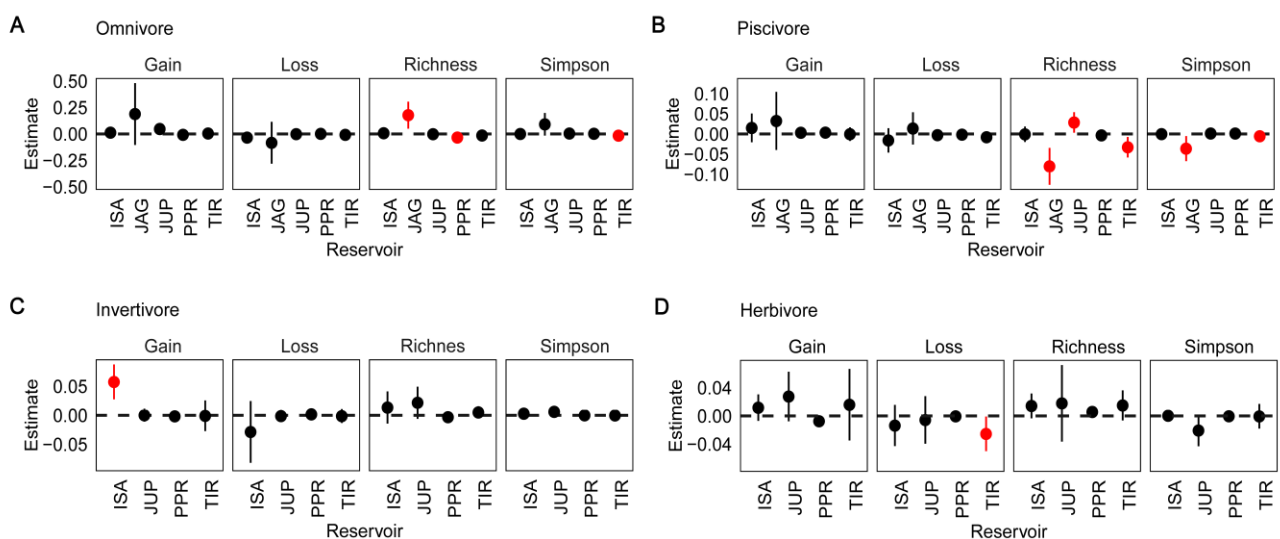


Figura 3. Resultados dos coeficientes (*estimates*) e intervalos de confiança (95%) dos Modelos Lineares de Efeitos Mistos, relacionando a riqueza de espécies e o índice de diversidade de Simpson,

além da proporção de ganho e perda de espécies na diversidade beta temporal, com as abundâncias das guildas tróficas: onívora (A), piscívora (B), invertívora (C), detritívora (D) e herbívora (E) em cada reservatório amostrado. Os reservatórios incluem: ISA = Ilha Solteira; JAG = Jaguari; JUP = Jupia; PPR = Porto Primavera; TIR = Três Irmãos. Valores significativos ($p < 0,05$) estão destacados em vermelho. Para garantir a robustez dos resultados, modelos com menos de 10 amostragens para cada preditor não foram considerados (Gotelli & Ellison, 2004).

Tabela 2. Modelos Lineares de Efeitos Mistos relacionando os fatores tempo e abundância do invasor alvo (*Geophagus sveni* ou *Plagioscion squamosissimus*) com atributos da diversidade taxonômica (riqueza, diversidade beta temporal e perdas e ganhos de espécies) da fauna de peixes nativos nos reservatórios de Ilha Solteira (ISA), Jupia (JUP), Três Irmãos (TIR), Porto Primavera (PPR) (bacia do Alto rio Paraná) e Jaguari (JAG) (bacia do rio Paraíba do Sul), Brasil. Valores de abundância do invasor foram transformado em log +1; R^2 = proporção da variabilidade total no fator de resposta que é explicada; β = direção do coeficiente estimado.

Local	Preditor	Native richness			Temporal beta			Loss			Gain		
		p	R ²	β	p	R ²	β	p	R ²	β	p	R ²	β
ISA	Year	0.6	0.04		0.01	0.1	↑	<0.01	0.16	↑	0.66	0	
	<i>G. sveni</i>	0.6	0		0.53	0.01		0.23	0.01		0.4	0.01	
JUP	Year	0.8	0		<0.01	0.23	↑	0.01	0.11	↑	0.15	0	
	<i>G. sveni</i>	0.2	0.03		0.06	0.09		0.45	0.01		0.05	0.02	
TIR	Year	0.03	0.05	↓	<0.01	0.42	↑	<0.01	0.23	↑	0.34	0.01	
	<i>G. sveni</i>	0.2	0.02		0.6	0		0.29	0.02		0.01	0.13	↑
PPR	Year	<0.01	0.16	↓	<0.01	0.18	↑	0.03	0.10	↑	0.21	0	
	<i>G. sveni</i>	0.06	0.09		0.5	0.01		0.24	0.02		0.9	0	
JAG	Year	<0.01	0.39	↓	<0.01	0.42	↑	<0.01	0.34	↑	0.88	0	
	<i>P. squamosissimus</i>	<0.01	0.37	↓	<0.01	0.35	↑	<0.01	0.40	↑	0.54	0	

Discussão

Nosso estudo reforça a hipótese de que espécies introduzidas da guilda onívora e piscívora tendem a apresentar alto nível de invasividade e destacam a importância de considerar a guilda trófica ao avaliar o potencial invasivo de espécies introduzidas e os possíveis impactos ecológicos em ecossistemas aquáticos. Ainda, confirmam-se as predições de que espécies no topo da cadeia trófica, como a piscívora *P. squamosissimus*, tendem a ter efeitos negativos mais notáveis na estrutura da diversidade do que meso-predadoras (e.g. *Astyanax lacustris*) ou onívoras, tal como a espécie *G. sveni*.

Ainda que ambas as espécies sejam categorizadas como de alto risco, a pontuação elevada de invasividade para *P. squamosissimus*, uma espécie piscívora, em comparação a *G. sveni*, uma espécie onívora, corrobora nossa predição de que espécies piscívoras tendem a ser mais invasivas em ambientes com alta disponibilidade de peixes pequenos e sedentários, como observado em outros estudos (Agostinho et al., 2016; Pereira et al., 2016). Embora *G. sveni* e outras espécies da guilda onívora tenham altas pontuações de risco de invasividade, as respostas da diversidade nativa tendem a estar mais estreitamente relacionadas à abundância de piscívoros não-nativos. A superioridade dos impactos negativos pelo invasor piscívoro está alinhada com a segunda predição, sugerindo que a predação direta exerce um impacto ecológico mais significativo sobre a riqueza e abundância da comunidade nativa (Bradley et al., 2019; Rejas et al., 2023). Nossos resultados revelam padrões claros de direção, forma e magnitude nas relações entre as guildas tróficas, especialmente as guildas piscívoras e onívoras, e os invasores *P. squamosissimus* e *G. sveni* com a estrutura da diversidade nativa em diferentes reservatórios. Ambas as espécies invasoras apresentam alto risco de invasão condicionando um alerta para sistemas similares aos reservatórios amostrados.

Os resultados das avaliações AS-ISK indicam que tanto *G. sveni* quanto *P. squamosissimus* apresentam alto risco de invasividade, especialmente no setor ecológico dos reservatórios do alto rio Paraná e Paraíba do Sul. Ambas as espécies possuem características que contribuem para suas altas pontuações AS-ISK, como históricos de invasões extensas e impactos documentados (Moretto et al., 2008; Barros et al., 2012; de Moraes et al., 2017; Queiroz-Sousa et al., 2018; Gois et al., 2015; Orlandi Neto et al., 2024b). Ressalta-se que essas pontuações são específicas para os locais de estudo, e elas podem não refletir o mesmo potencial invasivo em outras regiões (Lawson et al., 2015). Por exemplo, no reservatório de Paraibuna, sistema similar e vizinho do reservatório de Jaguari, a espécie *P. squamosissimus* estava ausente até o último monitoramento da fauna de peixes - 2016 (dados pessoais, Franco et al., 2024). Enquanto também não há registros de *G. sveni* em reservatórios do trecho médio do rio Tietê, tais como Barra Bonita, Bariri e Ibitinga, e Jurumirim no rio Paranapanema (Petesse & Petrere Jr., 2012; Novaes & Carvalho, 2013), e trechos do baixo e médio rio Paranapanema, tais como os reservatórios de Jurumirim, Rosana, Chavantes e Taquaruçu (Novaes & Carvalho, 2013; Jarduli et al., 2020), que fazem parte da bacia do alto rio Paraná. Isso destaca uma limitação dos modelos preditivos como o AS-ISK, que não consegue prever com a mesma precisão a invasividade da espécie para diferentes locais (Copp et al., 2009; 2016). Portanto, é aconselhável usar o protocolo AS-ISK como uma ferramenta adicional para orientar estratégias de gestão e decisões políticas relacionadas às espécies não-nativas (Copp et al., 2009, 2016). A decisão final sobre as medidas adequadas para cada espécie deve ser tomada pelos gestores de risco, com o AS-ISK fornecendo informações úteis nesse processo.

Em termos quantitativos, a diferença entre uma pontuação de risco médio e alto no AS-ISK é mínima; por exemplo, uma espécie com pontuação 23 é classificada como de risco médio, enquanto outra com pontuação 24 é considerada de alto risco. No entanto, essas classificações possuem implicações significativas para a gestão ambiental, pois categorizam as espécies de acordo com seu nível de risco (Vilizzi et al., 2021). Ressalta-se que o conhecimento da história evolutiva, das características ecológicas e geográficas de uma população é essencial nos processos decisórios (Britton, 2023), e para peixes teleósteos, que exibem uma ampla gama de estratégias de sobrevivência (Villéger et al., 2017, Oliveira et al., 2018), a escassez de dados específicos no Brasil pode limitar a aplicação e calibração do AS-ISK.

Estudos desde a década de 1970 em reservatórios neotropicais já demonstraram a tendência da diminuição da diversidade de peixes nativos após a introdução de peixes piscívoros (Zaret & Paine, 1973; Latini & Petrere Jr., 2004; Pelicice & Agostinho, 2009; Sharpe et al., 2017). Nossos resultados sugerem que a presença de invasores piscívoros levou a uma diminuição na uniformidade das assembleias nativas, enquanto a redução na riqueza ocorreu mais lentamente. Em particular no reservatório de Jaguari, a diminuição da riqueza e perda temporal de espécies nativas em função do aumento da abundância de *P. squamosissimus*, possivelmente ocorreu pelos mecanismos simultâneos da pressão predatória e competitiva dirigida pela espécie invasora (Bøhn et al., 2008; Baumgartner et al., 2017; Orlandi Neto et al., 2024b). De maneira geral, as mudanças na abundância das espécies parecem ser métricas mais sensíveis para detectar a mudança na comunidade do que a diminuição da riqueza. Em ambientes de água doce, o mecanismo de predação é um dos principais influenciadores para fortes efeitos na fauna nativa (Bernery et al., 2022), dentre os quais a perda taxonômica e biomassa local causadas por invasões de peixes predadores não são incomuns nesse meio (Blackburn et al., 2014; Franco et al., 2022). Também, a presença de um predador pode alterar o comportamento da presa por meio da prevenção do predador, da redução do forrageio e da seleção de habitats menos favoráveis direcionando ao declínio populacional (Sih et al., 2010; Jones & Closs, 2017).

O sucesso da espécie piscívora *P. squamosissimus* na área invadida, evidenciado pelo aumento da abundância ao longo dos anos após o primeiro registro (ver capítulo 1), está associado à capacidade destas espécies de explorar uma elevada diversidade de presas (Queiroz-Sousa et al., 2018; Dutra et al., 2023) altamente disponíveis em reservatórios neotropicais, particularmente espécies de peixes de pequeno porte ou juvenis daquelas de maior porte (Pereira et al., 2016). Em outras bacias neotropicais nas quais foi introduzida, essa espécie substituiu a espécie nativa *Pimelodus maculatus* na bacia do rio Tietê e predou intensamente indivíduos jovens de *Hypophthalmus edentatus* no reservatório de Itaipu (Queiroz-Sousa et al., 2018). Na bacia do rio Paraíba do Sul, essa espécie está agora estabelecida como uma das mais frequentes e abundantes (Santos et al., 2010). Outras espécies piscívoras não-nativas,

também demonstraram sucesso na invasão nos reservatórios amostrados. A piranha *Serrasalmus marginatus*, uma das espécies invasoras mais capturadas na bacia do alto rio Paraná, tem hábito piscívoro com atributos generalistas que favoreceram sua expansão na área invadida (Tonella et al., 2018). Esta espécie é considerada uma mutiladora de parte de peixes, consumindo principalmente nadadeiras, estratégia rentável que garante rapidamente um recurso com elevado valor nutritivo e elevada disponibilidade (Sazima & Machado, 1990; Ferreira & Vicentin, 2014). Outras piscívoras a serem destacadas são as espécies de tucunarés (*Cichla* spp.), amplamente introduzidas nos reservatórios do alto rio Paraná e Paraíba do Sul (Agostinho et al., 2021). Estudos anteriores mostraram o aumento de populações de *Serrasalmus* pode ter influenciado no declínio da densidade e riqueza de peixes nativos em reservatórios dessas bacias hidrográficas (Pelicice & Agostinho, 2009; Sharpe et al., 2017; Franco et al., 2022). Essas tendências sugerem que espécies piscívoras invasoras possuem mecanismos predatórios e competitivos que favorecem efeitos negativos na diversidade nativa em maior magnitude quando comparado a efeitos de espécies de menor nível trófico (Bradley et al., 2019; Bernery et al., 2022).

Em ecossistemas de água doce, os peixes onívoros são mais comuns em níveis intermediários de produtividade (Reis et al., 2020). No entanto, ao contrário de serem excluídos em diferentes níveis de produtividade, eles tendem a ajustar seu nível trófico em situações de baixa ou alta produtividade, já que são capazes de se alimentar de uma variedade de recursos (David et al., 2017; O'Mara, et al., 2024). Portanto, devido à sua flexibilidade na cadeia alimentar, os efeitos dos peixes onívoros também podem variar dependendo de sua posição trófica (David et al., 2017; George & Collins, 2023; Sharpe et al., 2023). Uma espécie onívora introduzida, dependendo do tamanho do corpo da espécie e da disponibilidade de recursos no ambiente, pode influenciar tanto os níveis tróficos inferiores (efeito *top-down*) quanto superiores da cadeia alimentar (efeito *bottom-up*) (George & Collins, 2023). Assim, vários mecanismos de interação podem ocorrer com espécies nativas e espécies invasoras (por exemplo, competição, predação, transmissão de doenças e parasitas e hibridização), bem como interações com o habitat nativo (por exemplo, escavação e navegação) (Bernery et al., 2022). A estrutura de habitat pode ser alterada ou criada por espécies não-nativas onívoras ou de menor nível, aumentando o espaço e os recursos físicos para as espécies nativas (Cucherousset & Olden, 2011; Gutiérrez et al., 2017; Britton, 2022), ou a remover recursos para os consumidores nativos em vez de adicioná-los (Bradley et al., 2019). Assim, mudanças na estrutura do habitat sugerem que as espécies nativas podem estar sofrendo tanto efeitos positivos quanto negativos das espécies que ocupam o nível mais baixo da cadeia alimentar (Bradley et al., 2019). Contudo, nosso estudo não foi projetado para testar essa possibilidade, mas o mecanismo é uma hipótese plausível que é apoiada pela literatura ecológica (Crooks, 2002; Strayer et al., 2006; Gutiérrez et al., 2017).

Não encontramos relações negativas consistentes e significativas entre a abundância de onívoros, incluindo *G. sveni*, e a diversidade nativa. De maneira geral, a ausência de efeitos negativos significativos e a presença de um efeito positivo fraco, mas significativo, sugerem um possível benefício para a assembleia de peixes nativos. Tais achados corroboram com o argumento que embora os peixes onívoros possam alterar as propriedades do ecossistema, eles geralmente têm pouco efeito sobre a composição das assembleias de peixes nos locais invadidos (Moyle & Light, 1996; Ricciardi et al., 2013). De fato, em alguns casos, as espécies invasoras podem criar ou modificar habitats utilizados por espécies nativas através de efeitos de engenharia (Crooks, 2002; Rodriguez, 2006), beneficiando algumas espécies da rede trófica (Simberloff & Von Holle, 1999; Deboer et al., 2018) e servindo de presa para predadores (hipótese “Enemy of my Enemy” (EEH) de Colautti, 2004). No entanto, é importante ter cautela ao ser otimista em relação aos efeitos positivos das espécies invasoras em níveis tróficos mais altos, pois muitas espécies especializadas podem não conseguir explorar *G. sveni*, e em vez disso, essas espécies serão exploradas por generalistas, muitas vezes também não-nativas (Sih et al., 2010). Tal otimismo quanto aos efeitos positivos da abundância dos onívoros não-nativos, especialmente de *G. sveni*, na estrutura da diversidade nativa, é dissipado quando analisamos as tendências temporais de índice de riqueza e perda de espécies nativas. Isso indica que, apesar do aumento na abundância de *G. sveni* (ver capítulo 2), o número de diferentes espécies nativas nos locais amostrados está diminuindo. Essas mudanças são mais pronunciadas quanto maior a distância temporal, isso ocorre porque as condições ambientais se tornaram mais distintas entre esses anos (Magurran et al., 2010; Rolls et al., 2023), contribuindo para características mais distintas entre o início dos anos 2000 e o final dos anos 2010.

Um fator relevante que não foi considerado em nossas análises são os efeitos indiretos decorrentes da abundância de peixes de guildas tróficas de níveis baixos. A bentificação, um processo causado pela dominância de níveis tróficos inferiores, como os onívoros generalistas, por exemplo *Oreochromis niloticus* e *G. sveni*, resulta em mudanças no comportamento alimentar dos organismos bentônicos e, por consequência, na cadeia trófica. Isso tende a levar a uma homogeneização biótica no ecossistema (Bezerra et al., 2019; Pelicice et al., 2023). Assim, a crescente importância de detritívoros, invertívoros e onívoros, com seus efeitos em cascata em ecossistemas afetados por introduções, apresenta implicações significativas para as populações nativas (Rocha et al., 2023).

Conclui-se que, independentemente do nível trófico do táxon, ou do habitat receptor, o aumento da abundância de peixes invasores pode influenciar por meio de impactos negativos as assembleias de peixes nativas. Em muitos casos, as relações negativas sugerem que podem ocorrer declínios nos números e abundância das populações de espécies nativas no processo de invasão. O presente estudo forneceu evidências que a invasão do piscívoro *P. squamosissimus* possivelmente tem efeitos

negativos diretos mais fortes que o onívoro *G. sveni*. O AS-ISK demonstrou ser uma ferramenta que fornece, com investimento limitado, um nível adicional de triagem de risco disponível para gestores de espécies não-nativas e que, aliado a análises inferenciais podem ser benéficos no fornecimento informações aos tomadores de decisão, permitindo-lhes focar os recursos para espécies que representam um risco mais substancial. Com base em nossos resultados, outras questões de pesquisa precisam ser abordadas. Qual a resposta dos peixes nativos se as populações dessas espécies não-nativas forem reduzidas ou erradicadas? Práticas de remoção de peixes piscívoros não-nativos podem reduzir com sucesso suas densidades populacionais e aumentar a abundância de peixes nativos (Hoxmeier & Dieterman, 2016; Carosi et al., 2020). Porém, como *P. squamosissimus* e *G. sveni* estabeleceram populações estáveis em diversos reservatórios do sudeste brasileiro, esforços frequentes de remoção e incentivos de captura podem ser pouco efetivos por longos prazos. Dessa forma, torna-se importante continuar a monitorar suas interações com os peixes nativos, de preferência em escalas mais amplas (ou seja, expandir o alcance para o segmento ou escala da bacia hidrográfica).

Referências

- Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Santos, N. C. L., Ortega, J. C. G., & Pelicice, F. M. (2016). Fish assemblages in Neotropical reservoirs: Colonization patterns, impacts and management. *Fisheries Research*, 173, 26-36.
- Agostinho, A. A., Ortega, J. C., Bailly, D., da Graça, W. J., Pelicice, F. M., & Júlio, H. F. (2021). Introduced cichlids in the Americas: distribution patterns, invasion ecology, and impacts. *The Behavior, Ecology And Evolution Of Cichlid Fishes*, 313-361.
- Agostinho, A. A., Pelicice, F. M., & Gomes, L. C. (2008). Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Brazilian Journal Of Biology*, 68, 1119-1132.
- Agostinho, A. A., Thomaz, S. M., & Gomes, L. C. (2005). *Conservação da biodiversidade em águas continentais do Brasil*. São Paulo: Editora UFMS.
- Barros, L. C., Santos, U., Zanuncio, J. C., & Dergam, J. A. (2012). *Plagioscion squamosissimus* (Sciaenidae) and *Parachromis managuensis* (Cichlidae): A threat to native fishes of the Doce River in Minas Gerais, Brazil. *PLoS One*, 7(6), e39138.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48.
- Bernery, C., Bellard, C., Courchamp, F., Brosse, S., Gozlan, R. E., Jarić, I., ... & Leroy, B. (2022). Freshwater fish invasions: A comprehensive review. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 53, 427-456.

- Bernery, C., Marino, C., & Bellard, C. (2023). Relative importance of exotic species traits in determining invasiveness across levels of establishment: Example of freshwater fish. *Functional Ecology*, 37(9), 2358-2370.
- Blackburn TM, Essl F, Evans T, et al (2014) A Unified Classification of Alien Species Based on the Magnitude of their Environmental Impacts. *PLoS Biol.* 12:e1001850.
- Bøhn, T., Amundsen, P.A, Sparrow, A. (2008) Competitive exclusion after invasion? *Biological Invasions* 10:359–368.
- Bradley, B. A., Laginhas, B. B., Whitlock, R., Allen, J. M., Bates, A. E., Bernatchez, G., ... & Sorte, C. J. (2019). Disentangling the abundance–impact relationship for invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(20), 9919-9924.
- Britton, J. R. (2022). The impact of non-native species on freshwater biodiversity: A global perspective. *Fisheries Management and Ecology*, 29(2), 114-125.
- Britton, J. R. (2023). Contemporary perspectives on the ecological impacts of invasive freshwater fishes. *Journal of Fish Biology*, 103(4), 752-764.
- Britton, J. R., & Orsi, M. L. (2012). Non-native fish in aquaculture and sport fishing in Brazil: Economic benefits versus risks to fish diversity in the Upper River Paraná Basin. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22, 555-565.
- Camargo, M. P., Cunico, A. M., & Gomes, L. C. (2022). Biological invasions in neotropical regions: continental ichthyofauna and risk assessment protocols. *Environmental Management*, 70(2), 307-318.
- Canonico, G. C., Arthington, A., McCrary, J. K., & Thieme, M. L. (2005). The effects of introduced tilapias on native biodiversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 15(5), 463-483.
- Carosi, A., Ghetti, L., Padula, R., & Lorenzoni, M. (2020). Population status and ecology of the *Salmo trutta* complex in an Italian river basin under multiple anthropogenic pressures. *Ecology and Evolution*, 10(14), 7320-7333.
- Casatti, L. (2004). Ichthyofauna of two streams (silted and reference) in the upper Paraná river basin, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 64, 757-765.
- Colautti, R. I., Ricciardi, A., Grigorovich, I. A., & MacIsaac, H. J. (2004). Is invasion success explained by the enemy release hypothesis?. *Ecology letters*, 7(8), 721-733.
- Copp, G. H., Garthwaite, R., & Gozlan, R. E. (2005). Risk identification and assessment of non-native freshwater fishes: Concepts and perspectives on protocols for the UK. *Cefas Science Series Technical Report*, 129, 32.
- Copp, G. H., Vilizzi, L., Mumford, J., Fenwick, G. V., Godard, M. J., & Gozlan, R. E. (2009). Calibration of FISK, an invasiveness screening tool for non-native freshwater fishes. *Risk Analysis*, 29(3), 457-467.
- Copp, G. H., Vilizzi, L., Tidbury, H., Stebbing, P. D., Tarkan, A. S., Miossec, L., & Gouilletquer, P. (2016). Development of a generic decision-support tool for identifying potentially invasive aquatic taxa: AS-ISK. *Management of Biological Invasions*, 7(1), 343–350.

- Crooks, J. A. (2002). Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos*, 97(2), 153-166.
- Cucherousset, J., & Olden, J. D. (2011). Ecological impacts of nonnative freshwater fishes. *Fisheries*, 36(5), 215-230.
- de Moraes, M. B., Polaz, C. N. M., Caramaschi, E. P., Santos Júnior, S. S., Souza, G., & Carvalho, F. L. (2017). Espécies exóticas e alóctones da bacia do rio Paraíba do Sul: implicações para a conservação. *Biodiversidade Brasileira*, 7(1), 34-54.
- Villéger, S., Brosse, S., Mouchet, M., Mouillot, D., & Vanni, M. J. (2017). Functional ecology of fish: Current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences*, 79, 783-801.
- Baumgartner, M. T., Baumgartner, G., & Gomes, L. C. (2017). Spatial and temporal variations in fish assemblage: testing the zonation concept in small reservoirs. *Brazilian Journal of Biology*, 78(3), 487-500.
- David, P., Thebault, E., Anneville, O., Duyck, P. F., Chapuis, E., & Loeuille, N. (2017). Impacts of invasive species on food webs: a review of empirical data. *Advances in ecological research*, 56, 1-60.
- DeBoer, J. A., Anderson, A. M., & Casper, A. F. (2018). Multi-trophic response to invasive silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) in a large floodplain river. *Freshwater Biology*, 63(6), 597-611.
- Dray, S., Blanchet, G., Borcard, D., Guenard, G., Jombart, T., Larocque, G., ... & Dray, M. S. (2018). Package 'adespatial'. R package, 2018, 3-8.
- Dutra, M. C. F., Pereyra, P. E. R., Hallwass, G., Poesch, M., & Silvano, R. A. M. (2023). Fishers' knowledge on abundance and trophic interactions of the freshwater fish *Plagioscion squamosissimus* (Perciformes: Sciaenidae) in two Amazonian rivers. *Neotropical Ichthyology*, 21, e220041.
- Ferreira, F. S., Vicentin, W., Costa, F. E. D. S., & Suárez, Y. R. (2014). Trophic ecology of two piranha species, *Pygocentrus nattereri* and *Serrasalmus marginatus* (Characiformes, Characidae), in the floodplain of the Negro River, Pantanal. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 26, 381-391.
- Forneck, S. C., Dutra, F. M., Zacarkim, C. E., & Cunico, A. M. (2016). Invasion risks by non-native freshwater fishes due to aquaculture activity in a Neotropical stream. *Hydrobiologia*, 773, 193-205.
- Franco, A. C. S., Petry, A. C., García-Berthou, E., & dos Santos, L. N. (2024). The effect of shoreline habitats on native and non-native fish species in a set of Neotropical reservoirs. *Hydrobiologia*, 1-17.
- Franco, A. C. S., Petry, A. C., García-Berthou, E., & dos Santos, L. N. (2022). Invasive peacock basses (*Cichla* spp.) and decreased abundance of small native fish in Brazilian reservoirs. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 32(11), 1852-1866.
- Gallardo, B., Clavero, M., Sánchez, M. I., & Vilà, M. (2016). Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Global change biology*, 22(1), 151-163.
- Garcia, D. A. Z., Pelicice, F. M., de Brito, M. F. G., Orsi, M. L., & de Magalhães, A. L. B. (2021). Peixes não-nativos em riachos no Brasil: estado da arte, lacunas de conhecimento e perspectivas. *Oecologia Australis*, 25(2), 587-587.

- Dodd, J. A., Vilizzi, L., Bean, C. W., Davison, P. I., & Copp, G. H. (2019). At what spatial scale should risk screenings of translocated freshwater fishes be undertaken-River basin district or climo-geographic designation?. *Biological Conservation*, 230, 122-130.
- Garcia, D. A. Z., Vidotto-Magnoni, A. P., & Orsi, M. L. (2018). Diet and feeding ecology of non-native fishes in lentic and lotic freshwater habitats. *Aquatic Invasions*, 13(4), 565-573.
- George, O., & Collins, S. F. (2023). Diet habits and trophic ecology of Rio Grande Sucker and Rio Grande Chub. *Environmental Biology of Fishes*, 106(7), 1669-1684.
- Gois, K. S., Pelicice, F. M., Gomes, L. C., & Agostinho, A. A. (2015). Invasion of an Amazonian cichlid in the Upper Paraná River: facilitation by dams and decline of a phylogenetically related species. *Hydrobiologia*, 746, 401-413.
- Gozlan, R. E. (2008). Introduction of non-native freshwater fish: is it all bad?. *Fish and fisheries*, 9(1), 106-115.
- Gozlan, R. E., Britton, J. R., Cowx, I., & Copp, G. H. (2010). Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology*, 76(4), 751-786.
- Gubiani, E. A., Ruaro, R., Ribeiro, V. R., Eichelberger, A. C. A., Bogoni, R. F., Lira, A. D., ... & da Graca, W. J. (2018). Non-native fish species in Neotropical freshwaters: how did they arrive, and where did they come from?. *Hydrobiologia*, 817, 57-69.
- Gutiérrez, J. L. (2017). Modification of habitat quality by non-native species. *Impact of biological invasions on ecosystem services*, 33-47.
- Hoxmeier, R. J. H., & Dieterman, D. J. (2016). Long-term population demographics of native brook trout following manipulative reduction of an invader. *Biological Invasions*, 18, 2911-2922.
- Jarduli, L.R., Garcia, D.A.Z., Vidotto-Magnoni, A. P., Casimiro, A.C.R., Vianna, N.C., Simões de Almeida, F., ... & Luis Orsi, M. (2020). Fish fauna from the Paranapanema River basin, Brazil. *Biota Neotropica* (Edicao em Ingles), 20(1).
- Jones, P., & Closs, G. (2017). The introduction of brown trout to New Zealand and their impact on native fish communities. *Brown trout: Biology, ecology and management*, 545-567.
- Latini, A. O., & Petrere Jr, M. (2004). Reduction of a native fish fauna by alien species: an example from Brazilian freshwater tropical lakes. *Fisheries management and Ecology*, 11(2), 71-79.
- Lawson, L. L., Hill, J. E., Hardin, S., Vilizzi, L., & Copp, G. H. (2015). Evaluation of the fish invasiveness screening kit (FISK v2) for peninsular Florida. *Management of Biological Invasions*, 6(4), 413.
- Legendre, P. (2019). A temporal beta-diversity index to identify sites that have changed in exceptional ways in space–time surveys. *Ecology and evolution*, 9(6), 3500-3514.
- Legendre, P., & Legendre, L. (2012). Numerical ecology. Elsevier.
- Lockwood, J. L., Hoopes, M. F., & Marchetti, M. P. (2013). *Invasion ecology*. John Wiley & Sons.

- Lomeu, E. A. C., Valle, A. D. A., & Azevedo, J. D. S. (2024). Fishing Grounds and the Invasive Species Impact: a Case Study in a Coastal Brazilian Watershed. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 67, e24230345.
- Magalhaes, A. L., Daga, V. S., Bezerra, L. A., Vitule, J. R., Jacobi, C. M., & Silva, L. G. (2020). All the colors of the world: biotic homogenization-differentiation dynamics of freshwater fish communities on demand of the Brazilian aquarium trade. *Hydrobiologia*, 847, 3897-3915.
- Magurran AE. (2003). Measuring biological diversity. John Wiley & Sons.
- Bezerra, L. A. V., Ribeiro, V. M., Freitas, M. O., Kaufman, L., Padial, A. A., & Vitule, J. R. S. (2019). Benthification, biotic homogenization behind the trophic downgrading in altered ecosystems. *Ecosphere*, 10(6), e02757.
- Magurran, A. E., & Henderson, P. A. (2010). Temporal turnover and the maintenance of diversity in ecological assemblages. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1558), 3611-3620.
- Moretto, E. M., Marciano, F. T., Velludo, M. R., Fenerich-Verani, N., Espindola, E. L. G., & Rocha, O. (2008). The recent occurrence, establishment and potential impact of *Geophagus proximus* (Cichlidae: Perciformes) in the Tietê River reservoirs: an Amazonian fish species introduced in the Paraná Basin (Brazil). *Biodiversity and Conservation*, 17, 3013-3025.
- Sazima, I., & Machado, F. A. (1990). Underwater observations of piranhas in western Brazil. *Alternative life-history styles of fishes*, 17-31.
- Moyle, P. B., & Light, T. (1996). Biological invasions of fresh water: empirical rules and assembly theory. *Biological conservation*, 78(1-2), 149-161.
- Nobile, A. B., Zanatta, A. S., Brandão, H., Zica, E. O. P., Lima, F. P., Freitas-Souza, D., ... & Ramos, I. P. (2018). Cage fish farm act as a source of changes in the fish community of a Neotropical reservoir. *Aquaculture*, 495, 780-785.
- Novaes, J. L. C., & Carvalho, E. D. (2013). Analysis of artisanal fisheries in two reservoirs of the upper Paraná River basin (Southeastern Brazil). *Neotropical Ichthyology*, 11, 403-412.
- Novais, H. M. F. *Impacto de pesqueiros e avaliação do potencial invasor de espécies de peixes do trecho paulista da Bacia Hidrográfica do Rio Paraíba do Sul*. 2023. 51 f. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) - Universidade Federal de São Paulo, São Paulo, 2023.
- O'Mara, K., Venarsky, M., Marshall, J., & Stewart-Koster, B. (2024). Diet-habitat ecology of invasive tilapia and native fish in a tropical river catchment following a tilapia invasion. *Biological Invasions*, 26(2), 489-504.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., ... & Imports, M. A. S. S. (2019). Package 'vegan'. Community ecology package, version, 2(9).
- Oliveira, A. G., Baumgartner, M. T., Gomes, L. C., Dias, R. M., & Agostinho, A. A. (2018). Long-term effects of flow regulation by dams simplify fish functional diversity. *Freshwater Biology*, 63(3), 293-305.

- Orlandi Neto, A., Franceschini, L., Dias, J. H. P., Ribeiro, C. D. S., & Ramos, I. P. (2024a). Endoparasitic helminth fauna and diet of *Geophagus sveni* (Pisces) in Upper Paraná River basin. *Parasitology Research*, 123(5), 1-11.
- Orlandi Neto, A., Caneppele, D., Marques, H., Dias, J. H. P., Balbuena, J. A., de Oliveira, C., & Ramos, I. P. (2024b). Long-term impact of an invasive predator on the diversity of fish assemblages in a neotropical reservoir. *Biological Invasions*, 26(4), 1255-1267.
- Orlandi Neto, A., Amorim, R. V., Delariva, R. L., Camargo, A. F. M., Veríssimo-Silveira, R., & Ramos, I. P. (2022). Structure and composition of ichthyofauna associated with cage fish farming and compared to a control area after severe drought in a Neotropical reservoir. *Neotropical Ichthyology*, 20, e210141.
- Pelicice, F. M., & Agostinho, A. A. (2009). Fish fauna destruction after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) in a Neotropical reservoir. *Biological Invasions*, 11(8), 1789-1801.
- Pelicice, F. M., Bialecki, A., Camelier, P., Carvalho, F. R., García-Berthou, E., Pompeu, P. S., ... & Pavanelli, C. S. (2021). Human impacts and the loss of Neotropical freshwater fish diversity. *Neotropical Ichthyology*, 19, e210134.
- Pelicice, F. M., Agostinho, A. A., Azevedo-Santos, V. M., Bessa, E., Casatti, L., Garrone-Neto, D., ... & Zuanon, J. (2023). Ecosystem services generated by Neotropical freshwater fishes. *Hydrobiologia*, 850(12), 2903-2926.
- Pereira, L. S., Agostinho, A. A., & Delariva, R. L. (2016). Effects of river damming in Neotropical piscivorous and omnivorous fish: feeding, body condition and abundances. *Neotropical Ichthyology*, 14, e150044.
- Pettesse, M. L., & Petrere Jr, M. (2012). Tendency towards homogenization in fish assemblages in the cascade reservoir system of the Tietê river basin, Brazil. *Ecological Engineering*, 48, 109-116.
- Pinto, B. C. T., Araujo, F. G., Rodrigues, V. D., & Hughes, R. M. (2009). Local and ecoregion effects on fishpi assemblage structure in tributaries of the Rio Paraíba do Sul, Brazil. *Freshwater Biology*, 54(12), 2600-2615.
- Piria, M., Šprem, N., Tomljanović, T., Jakšić, G., Treer, T., & Copp, G. H. (2015). Risk screening of non-native freshwater fishes in Croatia and Slovenia using FISK. *Fisheries Management and Ecology*, 22(1), 36-43.
- Queiroz-Sousa, J., Brambilla, E. M., Garcia-Ayala, J. R., Travassos, F. A., Daga, V. S., Padial, A. A., & Vitule, J. R. S. (2018). Biology, ecology and biogeography of the South American silver croaker, an important Neotropical fish species in South America. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 28, 693-714.
- Gotelli, N. J., & Ellison, A. M. (2004). *A primer of ecological statistics* (Vol. 1, pp. 1-640). Sunderland: Sinauer Associates.
- R Core Team. (2011) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, <https://www.R-project.org/>.

- Radočaj, T., Špelić, I., Vilizzi, L., Povž, M., & Piria, M. (2021). Identifying threats from introduced and translocated non-native freshwater fishes in Croatia and Slovenia under current and future climatic conditions. *Global Ecology and conservation*, 27, e01520.
- Reis, A. D. S., Albrecht, M. P., & Bunn, S. E. (2020). Food web pathways for fish communities in small tropical streams. *Freshwater Biology*, 65(5), 893-907.
- Rejas, D., Oberdorff, T., Declerck, S. A., & Winder, M. (2023). The introduced *Arapaima gigas* in the Bolivian Amazon: Trophic position and isotopic niche overlap with native species. *Ecology of Freshwater Fish*, 32(4), 926-937.
- Ricciardi, A., Hoopes, M. F., Marchetti, M. P., & Lockwood, J. L. (2013). Progress toward understanding the ecological impacts of nonnative species. *Ecological monographs*, 83(3), 263-282.
- Rocha, B. S., García-Berthou, E., & Cianciaruso, M. V. (2023). Non-native fishes in Brazilian freshwaters: identifying biases and gaps in ecological research. *Biological Invasions*, 25(5), 1643-1658.
- Rodrigues, A. C., De Santana, H. S., Baumgartner, M. T., & Gomes, L. C. (2018). Coexistence between native and nonnative species: The invasion process and adjustments in distribution through time for congeneric piranhas in a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia*, 817(1), 279-291.
- Rodriguez, L. F. (2006). Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biological Invasions*, 8, 927-939.
- Rolls, R. J., Deane, D. C., Johnson, S. E., Heino, J., Anderson, M. J., & Ellingsen, K. E. (2023). Biotic homogenisation and differentiation as directional change in beta diversity: synthesising driver–response relationships to develop conceptual models across ecosystems. *Biological Reviews*, 98(4), 1388-1423.
- Santos, A. B. I., Terra, B. D. F., & Araújo, F. G. (2010). Influence of the river flow on the structure of fish assemblage along the longitudinal gradient from river to reservoir. *Zoologia (curitiba)*, 27, 732-740.
- Sharpe, D. M. T., De León, L. F., González, R., & Torchin, M. E. (2017). Tropical fish community does not recover 45 years after predator introduction. *Ecology*, 98(2), 412-424.
- Sharpe, D. M., Valverde, M. P., De León, L. F., Hendry, A. P., & Torchin, M. E. (2023). Biological invasions alter the structure of a tropical freshwater food web. *Ecology*, 104(12), e4173.
- Sih, A., Bolnick, D. I., Luttbeg, B., Orrock, J. L., Peacor, S. D., Pintor, L. M., ... & Vonesh, J. R. (2010). Predator–prey naïveté, antipredator behavior, and the ecology of predator invasions. *Oikos*, 119(4), 610-621.
- Simberloff, D., & Von Holle, B. (1999). Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown?. *Biological invasions*, 1, 21-32.
- Strayer, D. L., Eviner, V. T., Jeschke, J. M., & Pace, M. L. (2006). Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in ecology & evolution*, 21(11), 645-651.
- Tarkan, A. S., Vilizzi, L., Top, N., Ekmekçi, F. G., Stebbing, P. D., & Copp, G. H. (2017). Identification of potentially invasive freshwater fishes, including translocated species, in Turkey using

the Aquatic Species Invasiveness Screening Kit (AS-ISK). *International Review of Hydrobiology*, 102(1-2), 47-56.

Tonella, L. H., Fugl, R., Vitorino, O. B., Suzuki, H. I., Gomes, L. C., & Agostinho, A. A. (2018). Importance of feeding strategies on the long-term success of fish invasions. *Hydrobiologia*, 817, 239-252.

Troca, D. F. A., & Vieira, J. P. (2012). Potencial invasor dos peixes não-nativos cultivados na região costeira do Rio Grande do Sul, Brasil. *Boletim do Instituto de Pesca*, 38(2), 109-120.

Vilizzi, L., Copp, G. H., Adamovich, B., Almeida, D., Chan, J., Davison, P. I., ... & Zeng, Y. (2019). A global review and meta-analysis of applications of the freshwater Fish Invasiveness Screening Kit. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 29, 529-568.

Vilizzi, L., Copp, G. H., Hill, J. E., Adamovich, B., Aislabie, L., Akin, D., ... & Semenchenco, V. (2021). A global-scale screening of non-native aquatic organisms to identify potentially invasive species under current and future climate conditions. *Science of the Total Environment*, 788, 147868.

Vilizzi, L., Hill, J. E., Piria, M., & Copp, G. H. (2022). A protocol for screening potentially invasive non-native species using Weed Risk Assessment-type decision-support tools. *Science of the Total Environment*, 832, 154966.

Vitule, J. R., Occhi, T. V., Kang, B., Matsuzaki, S. I., Bezerra, L. A., Daga, V. S., ... & Padial, A. A. (2019). Intra-country introductions unraveling global hotspots of alien fish species. *Biodiversity and Conservation*, 28(11), 3037-3043.

Zaret, T. M., & Paine, R. T. (1973). Species Introduction in a Tropical Lake: A newly introduced piscivore can produce population changes in a wide range of trophic levels. *Science*, 182(4111), 449-455.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os capítulos apresentados destacam a invasão biológica como uma ameaça à biodiversidade, com foco específico nos impactos causados pelas espécies *P. squamosissimus* e *G. sveni*. Os resultados indicam que a invasão de *P. squamosissimus* teve efeitos negativos mais notáveis, ainda que em escala local, nas diversas facetas da biodiversidade, destacando-se a diminuição da diversidade alfa. A rápida ascensão de sua abundância, impulsionada por suas estratégias generalistas, juntamente com sua distância filogenética com a fauna local, podem ser apontadas como fatores que contribuíram para o sucesso da invasão. O fato de ser uma espécie carnívora também contribuem para verificação de efeitos mais notáveis sobre a fauna de peixes. Em contraste, *G. sveni*, posicionado em um nível mais baixo na cadeia trófica, não apresentou o mesmo impacto evidente na diversidade local nos reservatórios do alto rio Paraná. Ainda assim, tal espécie tornou-se dominante nos locais introduzidos devido seu oportunismo trófico e adaptabilidade, e possivelmente resultou em declino da população nativa de seu congêner, possivelmente via mecanismos de competição. Ambas as espécies, *G. sveni* e *P. squamosissimus*, foram classificadas com alto potencial invasivo nas áreas avaliadas, demonstrando alto risco de impacto no setor ambiental; com *P. squamosissimus* obtendo uma pontuação invasiva superior e maior confiança na avaliação. A guilda trófica piscívora mostrou ser a melhor guilda preditora da variação da estrutura da fauna nativas. Efeitos dos mecanismos ecológicos pela interação de piscívoros não-nativos com as populações nativas podem ter maior magnitude devido a dietas especializadas em presas nativas e competição/predação intra-guilda. De fato, a magnitude dos efeitos negativos pela invasão das espécies avaliadas variou em termos espaciais e sob seus diferentes tipos funcionais. Embora os resultados tenham limitações nas interpretações ecológicas devido ao monitoramento da invasão de *P. squamosissimus* em uma bacia hidrográfica diferente, ampliou-se o entendimento sobre o impacto diferencial de espécies invasoras piscívoras e onívoras nas comunidades aquáticas; ressaltando a importância da guilda trófica na avaliação do potencial invasivo. Além disso, reforça-se que espécies piscívoras, como *P. squamosissimus*, tendem a ter efeitos mais negativos na estrutura da diversidade do que as onívoras, como *G. sveni*. Ressalta-se que os efeitos indiretos não foram avaliando, sendo assim efeitos na comunidade bentônica podem ter ocorrido em decorrência da invasão de *G. sveni* e *S. setepele*. Em suma, os resultados do presente estudo destacam a necessidade de abordagens abrangentes na gestão de espécies invasoras, com ênfase na consideração dos hábitos alimentares e potencial invasivo ao avaliar os impactos sobre as comunidades aquáticas, reforçando a importância de diferentes metodologias como de protocolos de risco de invasividade e uso de dados de longo termo como umas ferramentas valiosas nesse contexto.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Quadro MS 1. Características dos reservatórios e amostragens do presente projeto, realizadas nas bacias do rio Paraíba do Sul e Alto rio Paraná, Brasil

Características	Porto Primavera	Jupia	Três Irmãos	Ilha Solteira	Jaguari
Ano de formação	1998	1969	1991	1973	1972
Locais amostrais	4	3	3	4	3
Campanhas	92	79	70	65	56
Período de amostragem	1999-2015	1995-2015	1992,1993, 1998-2015	2000-2015	2001-2016
Área (km ²)	2.140	330	817	1.195	60,92
Volume Médio (10 ⁶ m ³)	20.000	6,8	13.800	21.060	1.399
Profundidade Média (m)	8,9		16,9	17,6	15
Residência (dias)	33,9	6,9	217,9	47,6	368
Uso do entorno	Pastagem	Pastagem	Pastagem	Pastagem	Pastagem

Quadro MS 2. Total de metragem anual de redes de emalhar (esforço) para cada ponto de cada reservatório (Ilha Solteira, Jupia, Três Irmãos, Porto Primavera e Jaguari), nas bacias do Alto rio Paraná e Paraíba do Sul, Sudeste do Brasil.

	Ilha Solteira				Jupia			Três Irmãos			Porto Primavera				Jaguari		
Ano	JAV	CCI	SJD	MIS	JIS	TIM	SUC	JNA	JCA	PBA	JJU	MPP	PAN	PEP	BAR	JAG	PEI
1992								4800	4800	4800							
1993								2400	2400	2400							
1994								1200	2400	2400							
1995					2400	2400	2400										
1996					4800	4800	4800										
1997					4800	4800	4800	1200	1200	1200							
1998					4800	4800	4800	2400	3600	3600							
1999					4800	4800	4800	4800	4800	4800	6360	6360	6360	6360			
2000	3600	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	7200	11520	11520	11520			
2001	6000	6000	6000	6000	4800	4800	4800	4800	4800	4800	5280	10560	10560	10560	1600	1600	1600
2002	6960	6960	7200	7120	4800	4800	4800	4800	4800	4800	1920	4800	4800	4800	800	800	800
2003	7200	7200	7200	7200	4800	4800	4720	4800	4800	4800	5280	10560	10560	10560	1200	1200	1200
2004	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4720	1920	3840	3840	3840	1200	1200	1200
2005	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	1920	3840	3840	3840	1600	1600	1600
2006	4720	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	1920	3840	3840	3840	1200	1200	1200
2007	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	1920	3840	3840	3840	1600	1600	1600
2008	4800	4800	4800	4800	4800	4720	4800	4800	4800	4800	1920	3840	3840	3840	1600	1600	1600
2009	3600	3600	3600	3600	4800	4800	4800	3600	3600	3600	1920	3840	3840	3840	1200	1200	1200
2010	3600	3600	3600	3600	2400	2400	2400	3600	3600	3600	960	1920	1920	1920	800	800	800
2011	4800	4800	4800	4720	4800	4800	4800	4800	4800	4800	1920	3840	3840	3840	1600	1600	1600
2012	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	1920	3840	3840	3840	1600	1600	1600
2013	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	1920	3840	3840	3840	1600	1600	1600
2014	4800	4800	4800	4800	4800	4800	4800	2400	2400	2400	1920	3840	3840	3840	1600	1600	1600
2015	2400	2400	2400	2400	3600	3600	3600				1440	2880	2880	2880	1600	1600	1600
2016															1600	1600	1600

Tabela MS 1. Média e desvio padrão das variáveis de oxigênio dissolvido (OD), pH, turbidez (TUR), temperatura da água (TEM), condutividade elétrica (CE) e variação do nível do reservatório (NIV) no período de 1992 a 2015 para os reservatórios de Ilha Solteira, Três Irmãos, Jupia e Porto Primavera na bacia do alto rio Paraná, e no período de 2001 a 2016 no reservatório de Jaguari na bacia do rio Paraíba do Sul, Brasil.

Site	OD (mg/L)		pH		TUR (UNT)		TEM (°C)		CE (µS/cm)		NIV (m)	
	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd
Ilha Solteira	7,19	0,21	7,55	0,15	6,44	0,15	25,51	3,65	54,61	1,17	7,09	2,92
Jupia	7,02	0,21	7,40	0,17	4,73	0,17	25,46	2,78	62,78	0,71	8,49	2,74
Porto Primavera	7,33	0,25	7,40	0,21	3,58	0,21	24,69	1,71	54,47	0,77	4,40	3,82
Três Irmãos	7,25	0,28	7,86	0,18	3,27	0,18	26,61	1,01	92,40	0,89	11,85	3,28
Jaguari	6,02	2,89	6,80	0,35	10,62	0,35	23,30	4,82	46,70	1,33	11,59	8,06

Tabela MS 2. Resultados das regressões lineares de efeito misto correlacionando a abundância das guildas tróficas em cada reservatório para cada variável resposta da estrutura da diversidade alfa (riqueza padronizada – Richness.std e índice de Simpson) e diversidade beta (proporção de ganho de espécies – Gain e perda de espécies – Loss). Valores de coeficiente com intervalos de confiança de 95% (mínimo e máximo).

Guild	Local	Variável	Familia	Coeficiente	Min	Max	t/z value	p
Pis	ISA	Loss	Gamma	-0,016	-0,046	0,014	-1,034	0,301
Pis	ISA	Gain	Gamma	0,015	-0,021	0,051	0,823	0,411
Pis	ISA	Simpson	Gamma	0,000	-0,006	0,005	-0,094	0,925
Pis	ISA	Richness.std	Gaussian	-0,001	-0,020	0,018	-0,081	0,936
Pis	JAG	Richness.std	Gamma	-0,081	-0,126	-0,035	-3,454	0,001
Pis	JAG	Simpson	Gamma	-0,036	-0,068	-0,005	-2,297	0,022
Pis	JAG	Gain	Gamma	0,032	-0,040	0,104	0,878	0,380
Pis	JAG	Loss	Gamma	0,014	-0,026	0,054	0,667	0,504
Pis	JUP	Richness.std	Gamma	0,028	0,003	0,054	2,195	0,028
Pis	JUP	Gain	Gaussian	0,003	-0,007	0,013	0,641	0,524
Pis	JUP	Loss	Gaussian	-0,003	-0,012	0,006	-0,596	0,554
Pis	JUP	Simpson	Gamma	0,001	-0,005	0,008	0,385	0,700
Pis	PPR	Simpson	Gamma	0,001	-0,002	0,005	0,669	0,503
Pis	PPR	Richness.std	Gamma	-0,003	-0,014	0,007	-0,607	0,544
Pis	PPR	Gain	Gamma	0,004	-0,008	0,015	0,598	0,550
Pis	PPR	Loss	Gaussian	-0,002	-0,008	0,005	-0,492	0,625
Pis	TIR	Simpson	Gaussian	-0,006	-0,009	-0,002	-2,826	0,007
Pis	TIR	Richness.std	Gaussian	-0,032	-0,052	-0,012	-2,107	0,044
Pis	TIR	Loss	Gaussian	-0,008	-0,017	0,001	-1,664	0,103
Pis	TIR	Gain	Gamma	0,000	-0,017	0,016	-0,048	0,962
Oni	ISA	Loss	Gamma	-0,034	-0,071	0,004	-1,769	0,077

Oni	ISA	Gain	Gaussian	0,013	-0,003	0,029	1,613	0,113
Oni	ISA	Richness.std	Gaussian	0,008	-0,010	0,025	0,858	0,395
Oni	ISA	Simpson	Gaussian	0,000	-0,003	0,004	0,243	0,809
Oni	JAG	Richness.std	Gamma	0,178	0,050	0,305	2,736	0,006
Oni	JAG	Simpson	Gamma	0,091	-0,015	0,198	1,683	0,092
Oni	JAG	Gain	Gamma	0,189	-0,104	0,481	1,265	0,206
Oni	JAG	Loss	Gamma	-0,084	-0,281	0,114	-0,828	0,408
Oni	JUP	Richness.std	Gamma	0,035	-0,018	0,061	1,931	0,051
Oni	JUP	Simpson	Gamma	0,005	-0,001	0,011	1,519	0,129
Oni	JUP	Loss	Gaussian	-0,001	-0,013	0,011	-0,187	0,852
Oni	JUP	Gain	Gaussian	0,000	-0,012	0,013	0,054	0,957
Oni	PPR	Richness.std	Gamma	-0,017	-0,029	-0,005	-2,733	0,006
Oni	PPR	Simpson	Gamma	0,002	-0,002	0,007	1,088	0,277
Oni	PPR	Gain	Gamma	0,004	-0,013	0,022	0,488	0,625
Oni	PPR	Loss	Gaussian	0,002	-0,008	0,012	0,327	0,745
Oni	TIR	Simpson	Gamma	-0,015	-0,024	-0,006	-3,400	0,001
Oni	TIR	Loss	Gaussian	-0,008	-0,021	0,006	-1,125	0,266
Oni	TIR	Gain	Gamma	0,009	-0,015	0,033	0,725	0,468
Oni	TIR	Richness.std	Gamma	0,003	-0,016	0,021	0,268	0,788
Inv	ISA	Gain	Gaussian	0,058	0,027	0,088	3,753	0,000
Inv	ISA	Richness.std	Gaussian	0,046	-0,016	0,046	1,820	0,068
Inv	ISA	Loss	Gamma	-0,029	-0,082	0,024	-1,057	0,291
Inv	ISA	Simpson	Gamma	0,003	-0,005	0,011	0,702	0,482
Inv	JUP	Simpson	Gamma	0,006	-0,001	0,013	1,643	0,100
Inv	JUP	Richness.std	Gamma	0,022	-0,006	0,049	1,533	0,125
Inv	JUP	Loss	Gaussian	-0,001	-0,012	0,009	-0,224	0,823
Inv	JUP	Gain	Gaussian	0,000	-0,011	0,011	0,031	0,976
Inv	PPR	Richness.std	Gamma	-0,003	-0,010	0,004	-0,880	0,379
Inv	PPR	Loss	Gaussian	0,002	-0,003	0,006	0,744	0,460
Inv	PPR	Gain	Gamma	-0,002	-0,009	0,006	-0,418	0,676
Inv	PPR	Simpson	Gamma	0,000	-0,002	0,003	0,050	0,960
Inv	TIR	Richness.std	Gaussian	0,005	-0,006	0,016	0,921	0,362
Inv	TIR	Loss	Gaussian	-0,001	-0,013	0,011	-0,210	0,834
Inv	TIR	Gain	Gamma	-0,001	-0,027	0,025	-0,063	0,949
Inv	TIR	Simpson	Gamma	0,000	-0,009	0,009	-0,019	0,985
Her	ISA	Richness.std	Gaussian	0,014	-0,003	0,032	1,579	0,121
Her	ISA	Gain	Gaussian	0,012	-0,007	0,030	1,226	0,229
Her	ISA	Loss	Gamma	-0,014	-0,043	0,015	-0,919	0,358
Her	ISA	Shannon	Gamma	0,000	-0,004	0,005	0,130	0,897
Her	JUP	Shannon	Gamma	-0,021	-0,043	0,002	-1,816	0,069
Her	JUP	Gain	Gaussian	0,028	-0,008	0,063	1,533	0,131
Her	JUP	Richness.std	Gaussian	0,018	-0,037	0,072	0,643	0,523
Her	JUP	Loss	Gaussian	-0,006	-0,039	0,028	-0,337	0,737
Her	PPR	Gain	Gamma	-0,007	-0,015	0,000	-1,892	0,059
Her	PPR	Richness.std	Gamma	0,006	-0,001	0,012	1,657	0,097
Her	PPR	Simpson	Gamma	0,000	-0,004	0,003	-0,217	0,828
Her	PPR	Loss	Gaussian	-0,001	-0,006	0,005	-0,202	0,840
Her	TIR	Loss	Gaussian	-0,026	-0,050	-0,001	-2,038	0,047

Her	TIR	Richness.std	Gaussian	0,015	-0,006	0,036	1,373	0,176
Her	TIR	Gain	Gamma	0,016	-0,035	0,067	0,612	0,541
Her	TIR	Simpson	Gamma	-0,001	-0,018	0,017	-0,069	0,945
Det	ISA	Richness.std	Gaussian	0,026	-0,001	0,052	1,871	0,067
Det	ISA	Simpson	Gamma	0,003	-0,004	0,009	0,759	0,448
Det	ISA	Gain	Gamma	0,017	-0,041	0,075	0,581	0,561
Det	ISA	Loss	Gamma	-0,009	-0,054	0,037	-0,373	0,709
Det	JUP	Richness.std	Gamma	0,013	-0,002	0,028	1,665	0,096
Det	JUP	Simpson	Gamma	0,003	-0,001	0,007	1,457	0,145
Det	JUP	Loss	Gaussian	0,001	-0,006	0,008	0,359	0,721
Det	JUP	Gain	Gaussian	0,000	-0,007	0,007	-0,043	0,966
Det	PPR	Simpson	Gamma	0,003	0,000	0,007	1,938	0,053
Det	PPR	Richness.std	Gamma	-0,004	-0,014	0,005	-0,911	0,363
Det	PPR	Loss	Gaussian	0,002	-0,005	0,008	0,534	0,595
Det	PPR	Gain	Gamma	0,003	-0,010	0,017	0,472	0,637
Det	TIR	Richness.std	Gamma	0,025	-0,017	0,066	1,165	0,244
Det	TIR	Gain	Gamma	0,028	-0,034	0,090	0,872	0,383
Det	TIR	Simpson	Gamma	-0,004	-0,025	0,018	-0,326	0,745
Det	TIR	Loss	Gaussian	-0,001	-0,027	0,026	-0,062	0,950

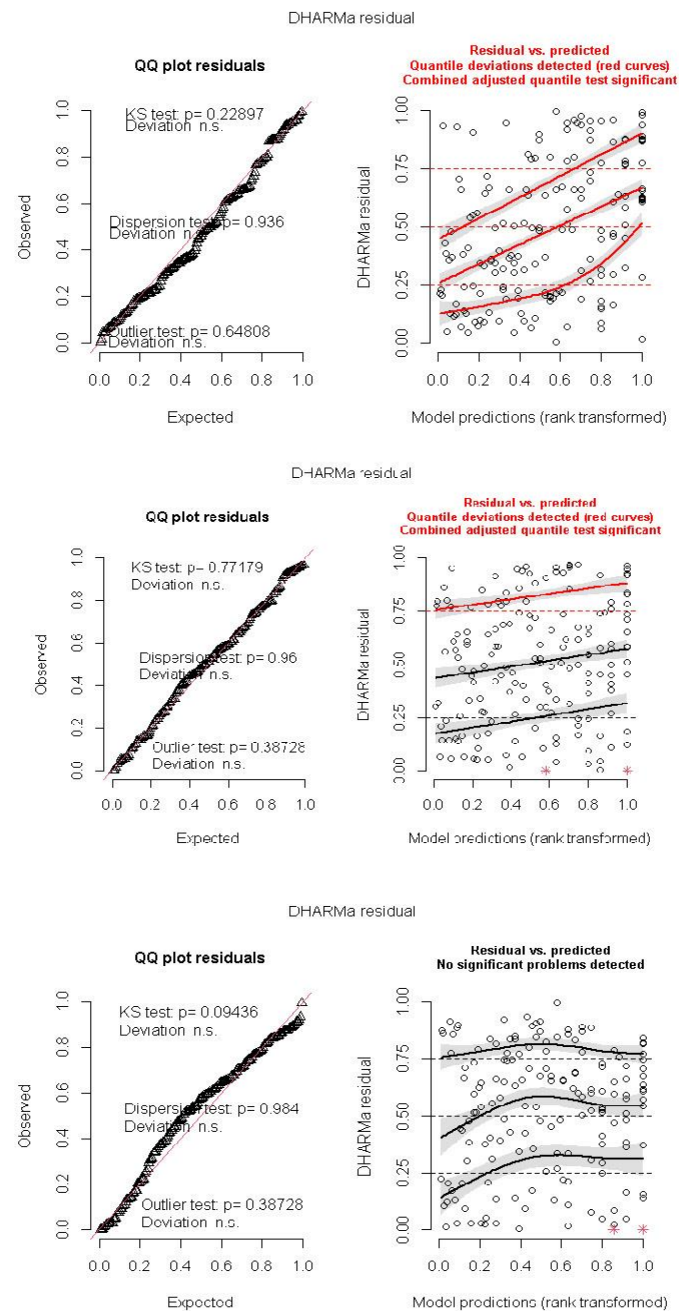


Figura MS 1. Diagnóstico de regressões de modelos mistos lineares para respostas taxonômicas (a-c), funcionais (d-f) e filogenéticas (g-i) com *Plagioscion squamosissimus*. Quando a suposição de normalidade e/ou homocedasticidade foi violada (alertas vermelhos no gráfico), a distribuição da família gama foi escolhida. (Continua)

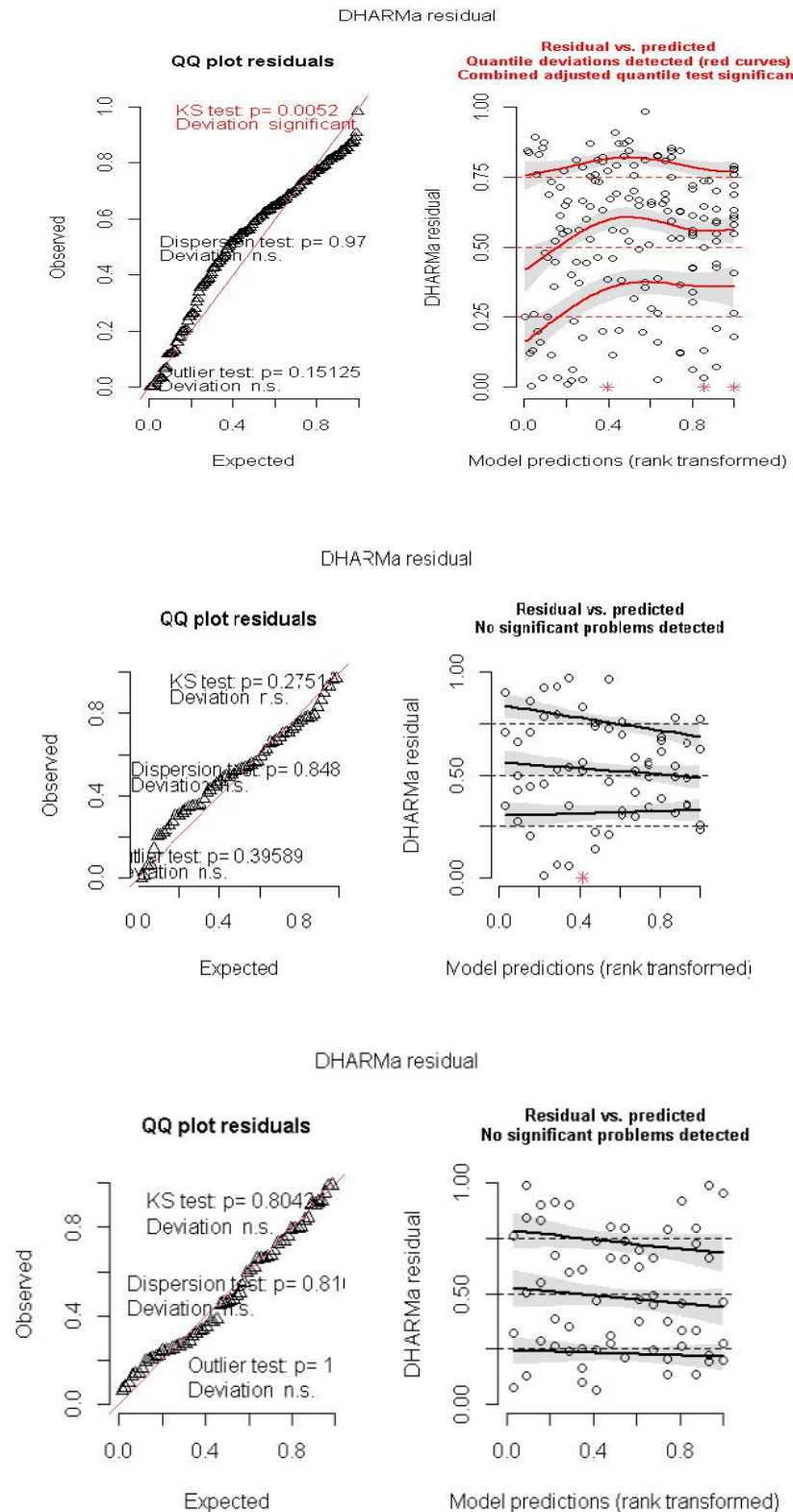


Figura MS 1 (Continuação). Diagnóstico de regressões de modelos mistos lineares para respostas taxonômicas (a-c), funcionais (d-f) e filogenéticas (g-i) com *Plagioscion squamosissimus*. Quando a suposição de normalidade e/ou homocedasticidade foi violada (alertas vermelhos no gráfico), a distribuição da família gama foi escolhida. (Continua)

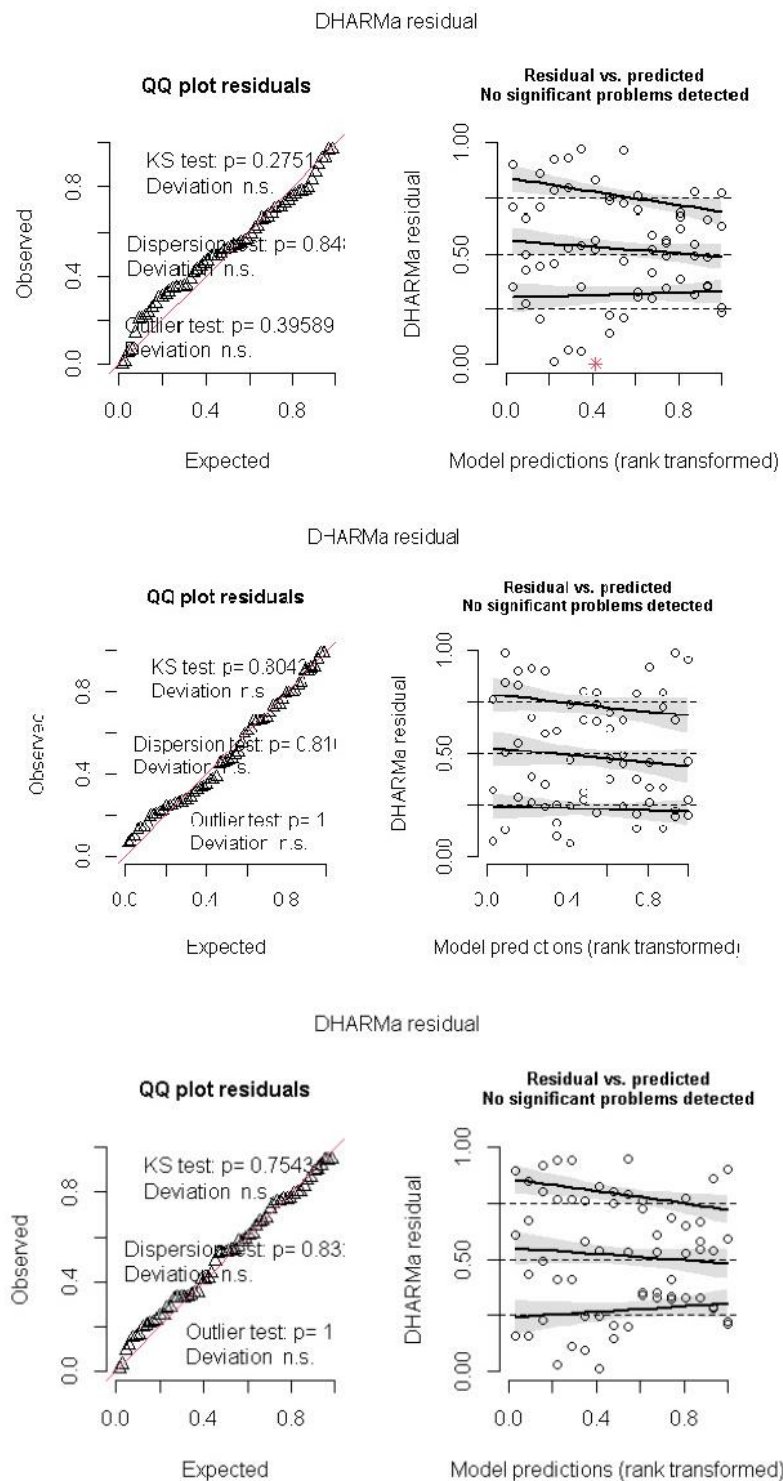


Figura MS 1 (Continuação). Diagnóstico de regressões de modelos mistos lineares para respostas taxonômicas (a-c), funcionais (d-f) e filogenéticas (g-i) com *Plagioscion squamosissimus*. Quando a suposição de normalidade e/ou homocedasticidade foi violada (alertas vermelhos no gráfico), a distribuição da família gama foi escolhida. (Contitnua)

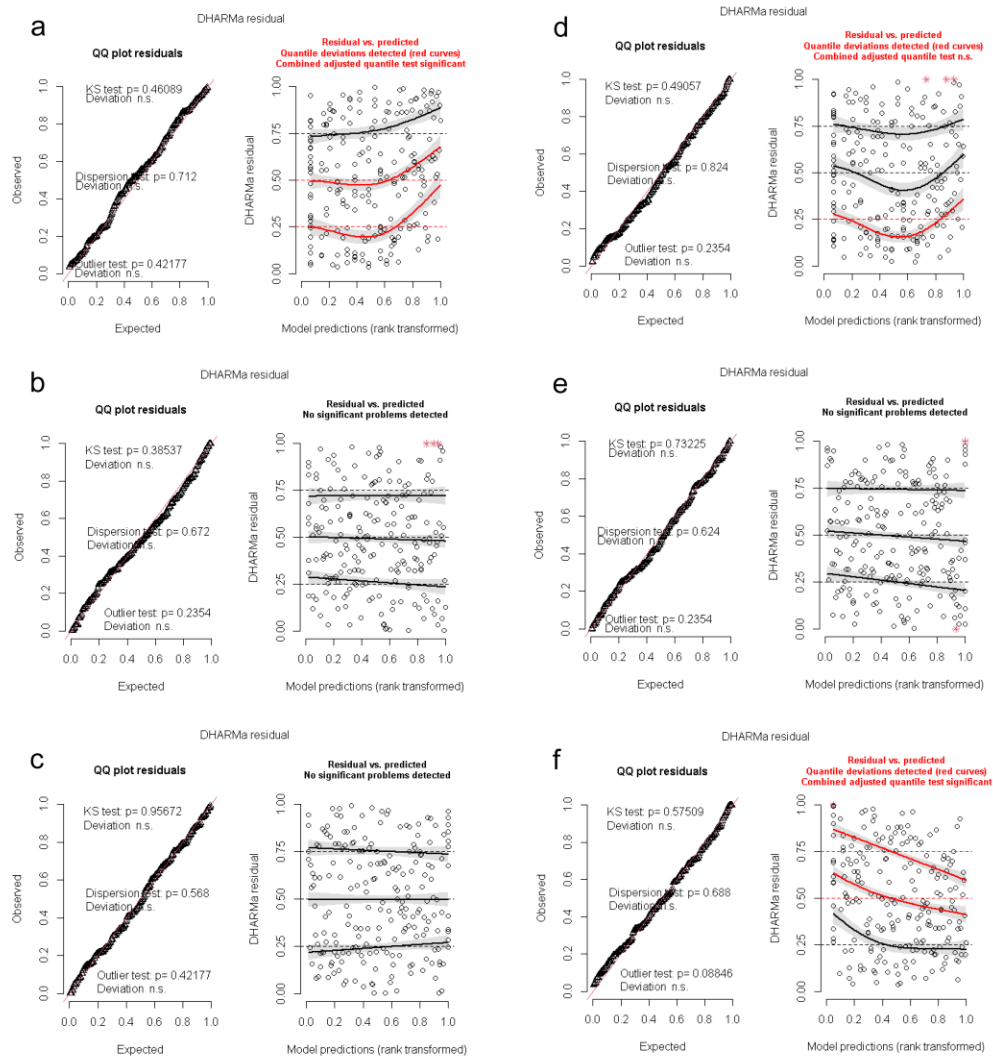


Figura MS 2. Diagnóstico de regressões de modelos mistos lineares para respostas taxonômicas (a,d), funcionais (b,e) e filogenéticas (c,f) com *Geophagus sveni* e *Satanoperca pappatera*, respectivamente. Quando a suposição de normalidade e/ou homocedasticidade foi violada (alertas vermelhos no gráfico), a distribuição da família gama foi escolhida.

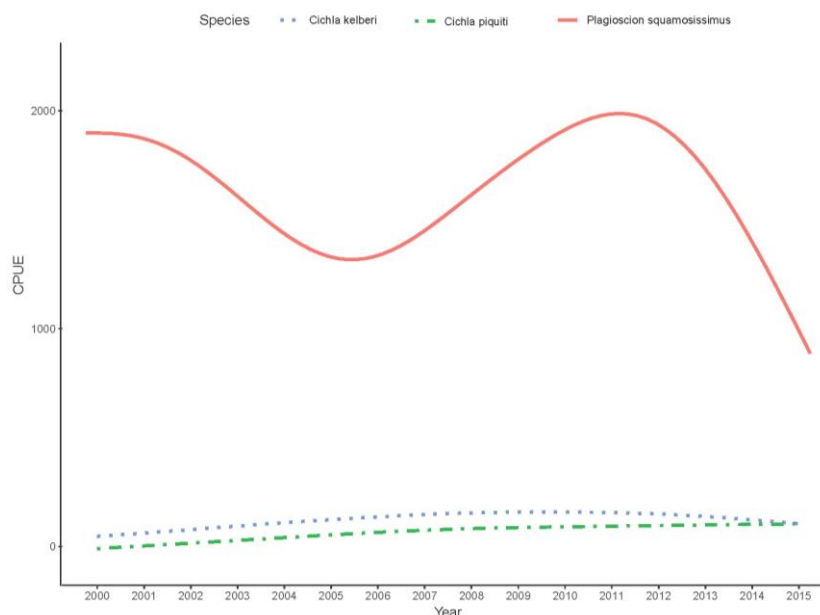


Figura MS 3. Variação interanual de *Cichla piquiti*, *Cichla kelberi* e *Plagioscion squamosissimus* nos reservatórios amostrados da bacia do Alto rio Paraná. Captura feita por redes de espera e possivelmente não reproduzem o valor real da abundancia de *Cichla* ssp.

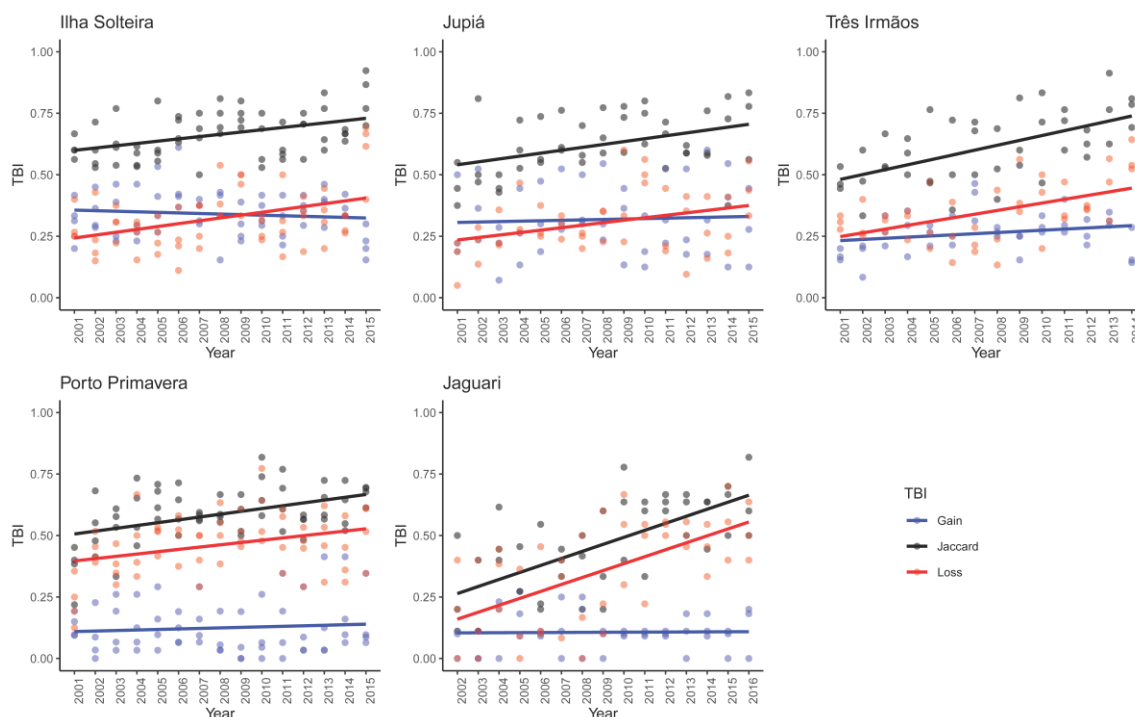


Figura MS 4. Variação na diversidade beta temporal (TBI – linha preta) de espécies nativas, e os componentes de perda (linha vermelha) e ganhos (linha azul) de espécies nativas ao longo do tempo nos reservatórios de Ilha Solteira, Jupia, Três Irmãos, Porto Primavera (bacia do Alto rio Paraná) e Jaguari (bacia do rio Paraíba do Sul), Brasil.

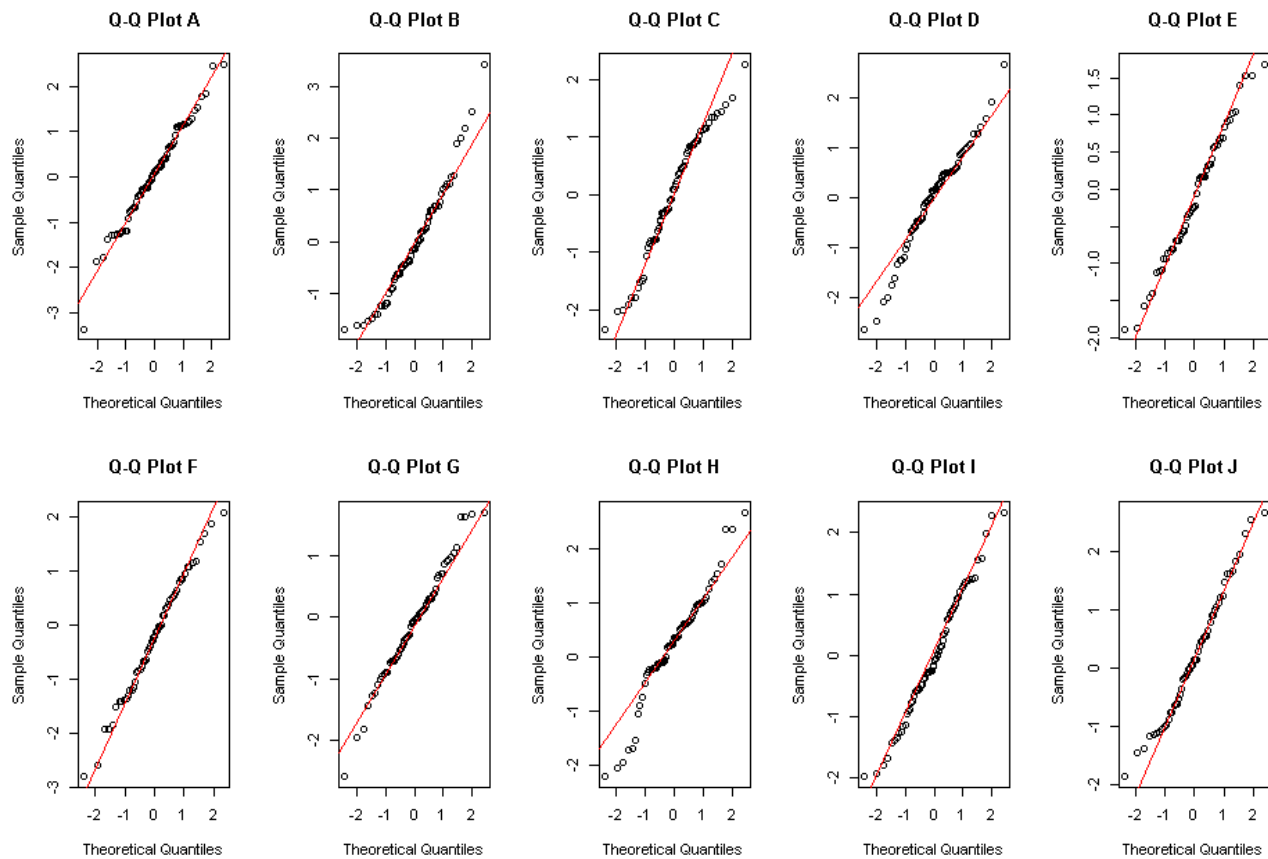


Figura MS 5. Diagnóstico de regressões de modelos mistos lineares (Q-Q plot) relacionando os fatores tempo e abundância do invasor alvo (*Geophagus sveni* ou *Plagioscion squamosissimus*) com atributos da diversidade taxonômica (riqueza, diversidade beta temporal e perdas e ganhos de espécies) da fauna de peixes nativos nos reservatórios de Ilha Solteira (A, B), Jupiá (C, D), Três Irmãos (E, F), Porto Primavera (G, H) (bacia do Alto rio Paraná) e Jaguari (I, J) (bacia do rio Paraíba do Sul), Brasil. Quando a suposição de normalidade foi violada, a distribuição da família gama foi escolhida.

Quadro MS 3. Questionário AS-ISK v2 – *Geophagus sveni* e *Plagioscion squamosissimus*

Categoria: Peixes e lampreias (dulçaquícola)
 Nome do táxon: *Geophagus sveni*
 Nome comum: Acará
 Avaliador: Aymar Orlandi Neto

Contexto de análise de risco

Área da avaliação de risco: Alto rio Paraná

		Resposta	Justificação (referências e/ou outras informações)	Confiança	
A. Biogeografia/Histórico					
1. Domesticação/Cultivo					
1	1,0	O táxon foi sujeito a domesticação (ou cultivo) por um mínimo de 20 gerações?	Sim	A espécie é muito utilizada para prática de aquarismo. https://doi.org/10.1007/s10750-014-2061-8	Muito alta
2	1,0	O táxon é capturado no estado selvagem e com elevada probabilidade de ser comercializado ou usado em vivo?	Sim	A espécie possui grande valor comercial pesqueiro e atividade de aquarismo. https://doi.org/10.1007/s10531-008-9413-5 https://doi.org/10.1007/s10750-014-2061-8	Muito alta
3	1,0	O táxon inclui raças, variedades, sub-taxa ou congêneres com características invasoras?	Sim	Possui dois sp próximos filogeneticamente com características similares (<i>Geophagus proximus</i> e <i>Satanoperca pappaterra</i>) https://doi.org/10.1007/s10531-008-9413-5 https://doi.org/10.1007/s10750-014-2061-8	Alta
2. Clima, distribuição e risco de introdução					
4	2,0	Qual a semelhança entre as condições climáticas da área da avaliação de risco e da distribuição nativa do táxon?	Médio	As condições climáticas da bacia de origem é tropical, e do alto rio Paraná é tropical e sub-tropical úmido. O médio rio tocantis esta apresentado pelo bioma Amazonico enquanto o alto rio Paraná pelo bioma Mata Atlântica, porém ambos possuem zonas de transição com o Cerrado. Apesar de consideravel aumento recenro no desflorestamento no médio tocantis (agricultura), a bacia do alto rio Paraná é mais antropizada (barragens, urbanização, aquicultura, etc). https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507 https://doi.org/10.1080/17445647.2020.1822938	Alta
5	2,0	Qual a qualidade dos dados para a comparação das condições climáticas?	Alto	https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507 https://doi.org/10.1080/17445647.2020.1822938	Alta
6	2,0	O táxon já se encontra fora de cativeiro na área da avaliação de risco?	Sim	https://doi.org/10.1007/s10531-008-9413-5 https://doi.org/10.1007/s10750-014-2061-8	Muito alta
7	2,0	Qual o número de vetores potenciais que o táxon pode usar para entrar na área da avaliação de risco?	>1	Aquarismo ou introdução acidental durante estocagem de outras espécies. https://doi.org/10.1007/s10750-014-2061-8	Média
8	2,0	Atualmente, o táxon encontra-se na proximidade e com elevada probabilidade de entrar na área da avaliação de risco? (ex. introduções não-intencionais e intencionais)	Sim	A espécie já se encontra introduzida. https://doi.org/10.1007/s10531-008-9413-5 https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0141	Muito alta
3. Invasor noutro local					
9	3,0	O táxon já se naturalizou (estabelecimento de populações viáveis) fora da sua distribuição nativa?	Sim	https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0141 https://doi.org/10.1007/s10750-014-2061-8 https://doi.org/10.1007/s10531-008-9413-5	Muito alta
10	3,0	Na distribuição não-nativa do táxon, são conhecidos impactos adversos em stocks selvagens ou em taxa com interesse comercial?	Sim	Em análises prévias da minha tese foi registrado o declinio da espécie nativa <i>G. brasiliensis</i> em função da abundância dessa invasora.	Média
11	3,0	Na distribuição não-nativa do táxon, são conhecidos impactos adversos para atividades de aquacultura?	Não	Não há registros de impactos dessa espécie (ou próximas) para aquicultura.	Alta
12	3,0	Na distribuição não-nativa do táxon, são conhecidos impactos adversos em serviços de ecossistema?	Não	Não há evidências documentadas de que a espécies impactou serviços ecossistêmicos.	Alta
13	3,0	Na distribuição não-nativa do táxon, são conhecidos impactos socio-económicos negativos?	Não	Não há registros de impactos socio-economicos negativos para essa espécie.	Média
B. Biologia/Ecologia					
4. Características indesejáveis (ou persistência)					
14	4,0	É provável o táxon ser venenoso ou que represente outros riscos para a saúde humana?	Não	Não há registros de condições prejudiciais para saúde humana em consequencia ao manejo ou consumo dessa espécie.	Muito alta
15	4,0	É provável o táxon excluir um ou mais taxa nativos (que não se encontrem ameaçados ou protegidos)?	Sim	Resultados preliminares da minha tese registram o declinio de sp nativa (<i>G. brasiliensis</i>) pela não-nativa.	Alta
16	4,0	Existem taxa ameaçados ou protegidos que o táxon não-nativo possa parasitar na área da avaliação de risco?	Não	Não há evidencias de que <i>G. sveni</i> parasita outros organismos.	Muito alta
17	4,0	O táxon é adaptável a condições ambientais e climáticas, aumentando a sua potencial persistência em caso de invasão da área da avaliação de risco?	Sim	A espécies possui alta adaptabiliade às condições ambientais. https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0141	Muito alta

18 4,0 5	É provável o táxon perturbar a estrutura/função da cadeia alimentar de ecossistemas aquáticos em caso de invasão da área da avaliação de risco?	Sim	É possível que, devido a alta abundância, essa perturbe a cadeia alimentar por meio da sobreposição de recursos. https://doi.org/10.1016/j.fishres.2021.106198	Média
19 4,0 6	É provável o táxon exercer um impacto adverso em serviços de ecossistema na área da avaliação de risco?	Sim	Impactos na produção primária e produção pesqueira podem ocorrer nos locais de alta densidade dessa espécie.	Média
20 4,0 7	É provável o táxon servir de hospedeiro e/ou como vetor para pragas reconhecidas e agentes infecciosos endêmicos da área da avaliação de risco?	Sim	Hospedeiros de endo ou exoparasitas nativos e não-nativos. https://doi.org/10.1017/S0022149X12000223 https://doi.org/10.1007/s10641-023-01463-5	Muito alta
21 4,0 8	É provável o táxon servir de hospedeiro e/ou como vetor para pragas reconhecidas e agentes infecciosos atualmente ausentes na área da avaliação de risco?	Não	A fauna parasitária em seu local de origem ainda é pouco esclarecido. Contudo, dadas as informações atuais, é pouco provável que <i>G. sveni</i> seja vetor/hospedeiro de novos parasitas no local invadido. https://link.springer.com/article/10.1007/s10641-023-01463-5	Baixa
22 4,0 9	É provável o táxon atingir dimensões que aumentem a probabilidade de ser libertado de cativeiro?	Sim	Sendo o aquarismo um dos principais vetores de introdução dessa espécie, é possível sua soltura ou escape ser devido seu tamanho. Contudo, não há registros sobre essa asserção. https://doi.org/10.1007/s10750-014-2061-8	Baixa
23 4,1 0	O táxon apresenta a capacidade de se manter numa variedade de condições de velocidade da água (ex. versátil no uso de habitat)?	Não	A biologia dessa espécie possui poucas descrições, contudo seu registro, até o momento, se aplicam em águas lânticas ou semi-lânticas. https://doi.org/10.11646/zootaxa.2429.1.2	Alta
24 4,1 1	É provável o comportamento do táxon (ex. estratégia de alimentação) ou a sua biologia (ex. excreção de produtos secundários) reduzirem a qualidade do habitat para os taxa nativos?	Sim	Tal sp possui habilidade competitivas (exemplo, territorialismo) e alimentares que podem afetar a distribuição de outras espécies (resultados da tese). https://doi.org/10.1007/s10750-014-2061-8	Muito alta
25 4,1 2	É provável o táxon manter uma população viável mesmo quando em densidades baixas (ou de persistir em condições adversas recorrendo a uma estratégia ou forma dormente)?	Sim	Diversas espécies de ciclideos, incluindo <i>G. sveni</i> , podem persistir em locais mesmo com baixa densidade (dados pessoais). https://doi.org/10.1590/S1679-62252008000400008 https://repositorio.inpa.gov.br/bitstream/1/11489/1/Ropke%202016_%20O%20papel%20de%20mudancas%20hidrologicas%20de%20ordem%20sazonal%20e%20clim%C3%A1tica%20na%20estrutura%20da%20assembléia%20e%20historia%20de%20vida%20de%20peixes_.pdf https://doi.org/10.1007/s10750-014-2061-8	Média

5. Exploração de recursos

26 5,0 1	É provável o táxon consumir taxa nativos ameaçados ou protegidos na área da avaliação de risco?	Sim	Devido sua alimentação oportunista e generalista, é provável a predação de alevinos de espécies nativas protegidas/ameaçadas.	Média
27 5,0 2	É provável o táxon sequestrar recursos (incluindo nutrientes) em detrimento de taxa nativos da área da avaliação de risco?	Sim	<i>Geophagus sveni</i> possui um amplo espectro de nich e compete com diversas espécies (Reznick et al., 2012; Souza and Tozzo, 2013). Não há registro do valor RIP para essa espécie. porém sabe-se que esse invasor possui vantagens competitivas e plasticidade trófica que competem com a de espécies nativas. https://doi.org/10.1016/j.fishres.2021.106198	Alta

6. Reprodução

28 6,0 1	É provável o táxon demonstrar cuidados parentais e/ou reduzir a idade de maturação em resposta a condições ambientais?	Sim	Sua biologia e comportamento reprodutivo é caracterizado por ter rápida maturação sexual e cuidado biparental. https://doi.org/10.1007/s10531-008-9413-5	Muito alta
29 6,0 2	É provável o táxon produzir gâmetas ou propágulos viáveis (na área da avaliação de risco)?	Sim	Existem evidências e registros de machos e fêmeas de <i>G. sveni</i> aptos para reprodução e condicionados a produzir propágulos viáveis, mesmo em condições ambientais extremas. https://repositorio.unesp.br/server/api/core/bitstreams/f29eb9eb-7584-4396-9132-0678b9136f55/content	Muito alta
30 6,0 3	É provável o táxon hibridizar naturalmente com taxa nativos?	Não	Até o momento, não há registros de hibridização por essa espécie.	Alta
31 6,0 4	É provável o táxon ser hermafrodita ou apresentar reprodução assexuada?	Não	Até o momento, não há registros de reprodução assexuada ou hermafroditismo por essa espécie.	Alta
32 6,0 5	O táxon está dependente de outros taxa (ou de características particulares de habitat) para completar o seu ciclo de vida?	Não	Essa espécie possui comportamento reprodutivo generalista e não possui condições ambientais para reprodução. https://repositorio.unesp.br/server/api/core/bitstreams/f29eb9eb-7584-4396-9132-0678b9136f55/content	Alta
33 6,0 6	Existe conhecimento prévio ou probabilidade do táxon produzir um elevado número de propágulos ou descendentes num curto espaço de tempo (ex. < 1 ano)?	Sim	Essa espécie foi caracterizada com reprodução parcelada e um ciclo reprodutivo curto, sendo em algumas áreas com até três períodos reprodutivos ao longo do ano. https://repositorio.unesp.br/server/api/core/bitstreams/f29eb9eb-7584-4396-9132-0678b9136f55/content	Alta
34 6,0 7	Quanto tempo (em número de dias, meses ou anos) é necessário para que o táxon atinja a idade de primeira reprodução?	1	Um ano ou menos. Para espécie congenera (<i>Geophagus proximus</i>) há informações de indivíduos com 60mm já apresentando maturação sexual. https://doi.org/10.1007/s10113-021-01777-z https://doi.org/10.1007/978-94-024-2080-7_10	Média

7. Mecanismos de dispersão

35 7,0 1	Dentro da área da avaliação de risco, quantos modos de dispersão (vias/vetores) existem (com habitats adequados na proximidade) que possam potencialmente ser usadas pelo táxon?	>1	Aquarismo e estocagem de peixes. https://doi.org/10.1007/s10750-014-2061-8	Alta
36 7,0 2	Alguma destas vias/vetores de dispersão colocam o táxon na proximidade de uma área protegida (ex. AMP, SIC, Reserva)?	Sim	Com espécie já registrada na bacia do Alto rio Paraná, sua ampla distribuição e capacidade de dispersão, coincide-se de proximidade com diversas áreas de proteção ambiental. https://doi.org/10.1007/s10750-014-2061-8	Alta

37,0 3	O táxon dispõe de meios ativos para se prender ou fixar a substratos sólidos (ex. cascos de navios, bóias, pilares submersos) de modo que aumenta a probabilidade de dispersão?	Não	A espécie em questão não possui mecanismos de fixação.	Muito alta
38,0 4	É provável que ocorra dispersão natural do táxon na forma de ovos (para animais) ou propágulos (para plantas: sementes, esporos) dentro da área da avaliação de risco?	Não	Tal espécie possui cuidado parental e pode até carregar sua prole dentro da boca para proteção. https://repositorio.unesp.br/server/api/core/bitstreams/a3ab75a0-599b-490d-8f69-e0c4acbb6781/content	Alta
39,0 5	É provável que ocorra dispersão natural do táxon na forma de larvas/juvenis (para animais) ou de fragmentos (para plantas) dentro da área da avaliação de risco?	Sim	<i>Geophagus sveni</i> é considerado uma espécie sedentária. Contudo, sua ampla distribuição no Alto Rio Paraná pode indicar que juvenis/adultos podem se dispersar e ocupar novas áreas. (Dados pessoais) https://doi.org/10.1007/s10750-014-2061-8	Média
40,0 6	É provável os indivíduos mais maduros do táxon migrarem na área da avaliação de risco para se reproduzirem?	Sim	Apesar de caracterizada como sedentária, tal espécie pode se deslocar e ocupar novas áreas. https://doi.org/10.1007/s10750-014-2061-8	Média
41,0 7	É provável outros animais dispersarem ovos ou propágulos do táxon na área da avaliação de risco?	Não	O comportamento reprodutivo descrito é de cuidado bi-parental desde ovos até os alevinos. https://repositorio.unesp.br/server/api/core/bitstreams/a3ab75a0-599b-490d-8f69-e0c4acbb6781/content	Alta
42,0 8	É provável que a dispersão do táxon através das vias/vetores referidas nas últimas sete questões (35-41; i.e. intencional ou não) seja de forma rápida?	Sim	A espécie possui grande adaptabilidade às condições ambientais e comportamento generalista oportunista, favorecendo para uma rápida dispersão na nova área. https://doi.org/10.1007/s10531-008-9413-5 https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0141	Alta
43,0 9	A dispersão do táxon está dependente da densidade?	Não	Não há evidências que sua dispersão depende da densidade populacional.	Baixa

8. Atributos de tolerância

44,0 1	O táxon apresenta, em algum estágio do seu ciclo de vida, a capacidade de permanecer fora de água por períodos longos (ex. mínimo de uma ou mais horas)?	Não	Essa espécie não é pulmonar e seus ovos não apresentam resistência com a dissecação.	Baixa
45,0 2	O táxon apresenta tolerância a uma amplitude de condições de qualidade de água? [No campo de Justificação, indique os parâmetros relevantes para a qualidade de água considerados.]	Sim	Tal espécie já foi registrada em locais com condições extremas de transparência e matéria orgânica. https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.03.011 https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0141	Alta
46,0 3	O táxon pode ser controlado ou erradicado, em habitat selvagem, recorrendo a agentes químicos e biológicos ou a outros meios ou agentes?	Não aplicável	Não há evidências de susceptibilidade dessa espécie a agentes ou químicos.	Baixa
47,0 4	É provável o táxon apresentar tolerância ou beneficiar de perturbações ambientais/humanas?	Sim	Suas habilidades competitivas e seu comportamento generalista e oportunista permitem persistir e se beneficiar de modificações de habitat e de recursos. https://doi.org/10.1016/j.fishres.2018.03.011 https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0141	Alta
48,0 5	O táxon apresenta tolerância a níveis de salinidade maiores ou menores do que aqueles típicos do seu habitat usual?	Não	Não existem relatos dessa espécie em habitats de águas salobras ou salinas.	Baixa
49,0 6	Existem inimigos naturais efetivos (predadores) do táxon na área da avaliação de risco?	Sim	É utilizado como presa por espécies de peixes predadoras, tais como <i>Rhaphiodon vulpinus</i> e <i>Cichla</i> sp.. https://doi.org/10.1590/S2179-975X6418 https://repositorio.unesp.br/server/api/core/bitstreams/e2d13737-c0da-45c3-9768-4d85d02a1219/content	Alta

C. Alterações climáticas

9. Alterações climáticas

50,0 1	Num cenário assente nas atuais previsões para futuras condições climáticas, prevê que os riscos do táxon entrar na área da avaliação de risco irão aumentar, diminuir ou manter-se?	Aumentar	Evidências que essa espécie possui versatilidade em condições adversas no ambiente. https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0141	Baixa
51,0 2	Num cenário assente nas atuais previsões para futuras condições climáticas, prevê que os riscos do táxon se estabelecer irão aumentar, diminuir ou manter-se?	Aumentar	Essa espécie já está estabelecida na bacia do Alto rio Paraná.	Muito Alta
52,0 3	Num cenário assente nas atuais previsões para futuras condições climáticas, prevê que os riscos do táxon se dispersar na área da avaliação de risco irão aumentar, diminuir ou manter-se?	Aumentar	Essa espécie já está distribuída em diversas áreas e trechos da bacia do Alto rio Paraná.	Muito Alta
53,0 4	Num cenário assente nas atuais previsões para futuras condições climáticas, qual a magnitude de potenciais impactos futuros na biodiversidade e/ou na integridade/estado ecológico?	Maior	Estudos em secas hidrológicas demonstram maior dominância dessa espécie durante essa condição extrema. https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0141	Baixa
54,0 5	Num cenário assente nas atuais previsões para futuras condições climáticas, qual a magnitude de potenciais impactos futuros na estrutura e/ou função do ecossistema?	Maior	Apesar da na alteração na estrutura da diversidade da ictiofauna em função dessa espécie, tal invasor pode influenciar em alterações na composição e alteração da disponibilidade de recursos devido sua alta abundância. https://www.scielo.br/j/ni/a/jLMKmfqgkGYThw6YncrCnm/	Baixa
55,0 6	Num cenário assente nas atuais previsões para futuras condições climáticas, qual a magnitude de potenciais impactos futuros em serviços de ecossistema/fatores socio-econômicos?	Não aplicável	Não há evidências de possíveis efeitos negativos em serviços ecossistêmicos ou socio-econômicos.	Baixa

Estatísticas	
Pontuação	
BRA	32,0
Resultado BRA	-
BRA+CCA	42,0
Resultado BRA+CCA	-
Partição da pontuação	
A. Biogeografia/Histórico	11,0
1. Domesticação/Cultivo	4,0
2. Clima, distribuição e risco de introdução	4,0
3. Invasor noutra local	3,0
B. Biologia/Ecologia	21,0
4. Características indesejáveis (ou persistência)	8,0
5. Exploração de recursos	7,0
6. Reprodução	3,0
7. Mecanismos de dispersão	2,0
8. Atributos de tolerância	1,0
C. Alterações climáticas	10,0
9. Alterações climáticas	10,0
Questões respondidas	
Total	55
A. Biogeografia/Histórico	13
1. Domesticação/Cultivo	3
2. Clima, distribuição e risco de introdução	5
3. Invasor noutra local	5
B. Biologia/Ecologia	36
4. Características indesejáveis (ou persistência)	12
5. Exploração de recursos	2
6. Reprodução	7
7. Mecanismos de dispersão	9
8. Atributos de tolerância	6
C. Alterações climáticas	6
9. Alterações climáticas	6
Setores afectados	
Comercial	11
Ambiental	13
Características nocivas da espécie ou população	25
Limites	
BRA	-
BRA+CCA	-
Confiança	
BRA+CCA	0,70
BRA	0,70
CCA	0,63
Data e hora	
24/11/2023 09:37:00	

A. Detalhes do táxon e do avaliador				
Categoria	Peixes e lampreias (dulçaquícola)			
Nome do táxon	<i>Plagioscion squamosissimus</i>			
Nome comum	Corvina			
Avaliador	Aymar Orlandi Neto			
Contexto de análise de risco				
Área da avaliação de risco	Paraíba do sul			
Resposta	Justificação (referências e/ou outras informações)			Confiança
A. Biogeografia/histórico				
1. Domesticação/Cultivo				
1	1,01O táxon foi sujeito a domesticação (ou cultivo) por um mínimo de 20 gerações?	Sim	Tal espécies foi trazida da região Norte/Nordeste para o Sudeste com finalidade de repovoamento e estocagem de peixes. https://doi.org/10.1007/s11160-018-9526-1	Alta
2	1,02O táxon é capturado no estado selvagem e com elevada probabilidade de ser comercializado ou usado em vivo?	Não	A corvina possui importância na comercialização e pesca artesanal tanto na área nativa quanto na área invadida. Contudo, pouco provável que seja usado vivo. https://doi.org/10.1007/s11160-018-9526-1	Alta
3	1,03O táxon inclui raças, variedades, sub-taxa ou congêneres com características invasoras?	Não	Não há conhecimento de congêneres da corvina reconhecidas como invasoras https://doi.org/10.1007/s11160-018-9526-1	Alta
2. Clima, distribuição e risco de introdução				
4	2,01Qual a semelhança entre as condições climáticas da área da avaliação de risco e da distribuição nativa do táxon?	Médio	A bacia Amazônica possui clima tropical enquanto a Paraíba do Sul é subtropical úmida e o Paraná é tropical e subtropical. 10.1127/0941-2948/2013/0507	Alta
5	2,02Qual a qualidade dos dados para a comparação das condições climáticas?	Alto	Mapa climático do Brasil pela classificação Köppen's 10.1127/0941-2948/2013/0507	Muito alta
6	2,03O táxon já se encontra fora de cativeiro na área da avaliação de risco?	Sim	A espécie já se encontra na área de avaliação. https://revistaelectronica.icmbio.gov.br/BioBR/article/download/563/519	Muito alta
7	2,04Qual o número de vetores potenciais que o táxon pode usar para entrar na área da avaliação de risco?	Um	O principal vetor possivelmente foi de repovoamento em reservatórios. https://doi.org/10.1007/s11160-018-9526-1	Muito alta
8	2,05Atualmente, o táxon encontra-se na proximidade e com elevada probabilidade de entrar na área da avaliação de risco? (ex. introduções não-intencionais e intencionais)	Sim	O táxon já se encontra na área avaliada. https://revistaelectronica.icmbio.gov.br/BioBR/article/download/563/519	Muito alta
3. Invasor noutro local				
9	3,01O táxon já se naturalizou (estabelecimento de populações viáveis) fora da sua distribuição nativa?	Sim	Registros na área avaliada e em outras já demonstram a naturalização desse táxon fora de seu local nativo. https://revistaelectronica.icmbio.gov.br/BioBR/article/download/563/519 https://doi.org/10.1007/s11160-018-9526-1	Muito alta
10	3,02Na distribuição não-nativa do táxon, são conhecidos impactos adversos em stocks selvagens ou em taxa com interesse comercial?	Sim	Resultados de nosso estudo evidenciam impactos na estrutura na comunidade de peixes. Outro estudo também indica possíveis impactos desse táxon para novas áreas. https://doi.org/10.1007/s11160-018-9526-1	Muito alta
11	3,03Na distribuição não-nativa do táxon, são conhecidos impactos adversos para atividades de aquacultura?	Sim	Registros da infecção de importante parasita (<i>Austrodiplostomum compactum</i>) desse táxon, vem aumentando em espécies cultivadas. https://doi.org/10.1007/s11160-018-9526-1 https://doi.org/10.1590/S1984-29612013000400010	Alta
12	3,04Na distribuição não-nativa do táxon, são conhecidos impactos adversos em serviços de ecossistema?	Não	Não há evidências de impactos dessa espécie em serviços ecossistêmicos.	Alta
13	3,05Na distribuição não-nativa do táxon, são conhecidos impactos socio-econômicos negativos?	Sim	Impactos na atividade pesqueira artesanal em especies nativas já foram registradas após introdução desse táxon. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039138	Alta
B. Biologia/Ecologia				
4. Características indesejáveis (ou persistência)				
14	4,01É provável o táxon ser venenoso ou que represente outros riscos para a saúde humana?	Não	Devido à ampla comercialização pela pesca artesanal, existe a possibilidade de que esse táxon represente um risco à saúde quando consumido, especialmente se coletado em locais contaminados. No entanto, até o momento, não há registros de casos dessa natureza. https://doi.org/10.1016/j.envres.2022.112691	Baixa
15	4,02É provável o táxon excluir um ou mais taxa nativos (que não se encontrem ameaçados ou protegidos)?	Sim	O presente estudo registrou queda na abundancia de potenciais competidores e presas nativas, ainda outro estudo verificou padrões similares em outra bacia. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039138	Muito alta
16	4,03Existem taxa ameaçados ou protegidos que o táxon não-nativo possa parasitar na área da avaliação de risco?	Não	O táxon em questão é um peixe predador.	Muito alta
17	4,04O táxon é adaptável a condições ambientais e climáticas, aumentando a sua potencial persistência em caso de invasão da área da avaliação de risco?	Sim	Esse táxon possui abundancia em habitas com grandes variações hidrológicas e geoquimicas no ambiente. https://doi.org/10.1007/s11160-018-9526-1	Média
18	4,05É provável o táxon perturbar a estrutura/função da cadeia alimentar de ecossistemas aquáticos em caso de invasão da área da avaliação de risco?	Sim	Dados do presente estudo bem como de similares indicam a perturbação da estrutura da fauna de peixes pela invasão desse táxon. https://doi.org/10.1007/s11160-018-9526-1 https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039138	Muito alta
19	4,06É provável o táxon exercer um impacto adverso em serviços de ecossistema na área da avaliação de risco?	Sim	Efeitos top-down na cadeia trófica podem afetar serviços ecossistemas, tal como mudanças na produção primária e nutrientes e controle de presas. https://doi.org/10.1590/1982-0224-2022-0041	Alta
20	4,07É provável o táxon servir de hospedeiro e/ou como vetor para pragas reconhecidas e agentes infecciosos endêmicos da área da avaliação de risco?	Sim	Não há informações de parasitas endêmicos da área que atuem infectando a corvina. Contudo, efeitos spill-back podem ocorrer devido a alta abundância e ampla distribuição desse potencial hospedeiro. https://doi.org/10.1890/08-1085.1	Média
21	4,08É provável o táxon servir de hospedeiro e/ou como vetor para pragas reconhecidas e agentes infecciosos atualmente ausentes na área da avaliação de risco?	Não	A corvina é um importante vetor da metacercaria (<i>A. compactum</i>) devido sua alta taxa de infecção nos locais invadidos por esse taxon. Contudo, tal parasita já tem registro em outras espécies em diversos ambientes onde a corvina esta distribuída. https://doi.org/10.1007/s11160-018-9526-1 https://doi.org/10.4322/rbcpv.01801006	Alta
22	4,09É provável o táxon atingir dimensões que aumentem a probabilidade de ser libertado de cativeiro?	Não	A corvina não é uma espécie visada em atividade de aquarismo ou aquacultura.	Muito alta
23	4,10O táxon apresenta a capacidade de se manter numa variedade de condições de velocidade da água (ex. versátil no uso de habitat)?	Sim	Apesar da preferencia por ambientes lenticos, a corvina pode se utilizar em ambientes lóticos para dispersar para outras áreas.	Média

<https://doi.org/10.1093/plankt/fbh123>

24	4,11	É provável o comportamento do táxon (ex. estratégia de alimentação) ou a sua biologia (ex. excreção de produtos secundários) reduzirem a qualidade do habitat para os taxa nativos?	Sim	Devido seu comportamento alimentar carnívoro generalista, sua invasão no novo ambiente pode diminuir a qualidade de habitat por mecanismos de predação e competição, reduzindo ou alterando a distribuição de espécies nativas. https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0141 https://doi.org/10.1007/s11160-018-9526-1	Alta
25	4,12	É provável o táxon manter uma população viável mesmo quando em densidades baixas (ou de persistir em condições adversas recorrendo a uma estratégia ou forma dormente)?	Sim	Estudos prévios indicam a versatilidade dessa espécie em locais condições hidrologicas extremas, por exemplo secas severas, de forma a modificar sua estratégia alimentar. https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0141 https://doi.org/10.1155/2017/5930516	Alta
5. Exploração de recursos					
26	5,01	É provável o táxon consumir taxa nativos ameaçados ou protegidos na área da avaliação de risco?	Sim	Devido compotamento alimentar carnívoro generalista, tal espécie Alta invasora pode se alimentar de pequenos peixes e outros organismos que se encontram em status de ameaçados ou protegidos na área invadida. https://doi.org/10.1007/s11160-018-9526-1 https://doi.org/10.1371/journal.pone.0039138	Alta
27	5,02	É provável o táxon sequestrar recursos (incluindo nutrientes) em detrimento de taxa nativos da área da avaliação de risco?	Sim	A corvina pode explorar os recursos da nova área, sobrepondo os nichos com outras espécies e forçando para uma competição interespecifica. Contudo não foi encontrado o valor RIP para a presente espécie. https://doi.org/10.1590/1982-0224-2022-0041 https://doi.org/10.1007/s11160-018-9526-1	Alta
6. Reprodução					
28	6,01	É provável o táxon demonstrar cuidados parentais e/ou reduzir a idade de maturação em resposta a condições ambientais?	Sim	Apesar de não apresentar cuidado parental, a corvina pode variar mais a idade de maturação sexual em áreas onde não é nativa. https://doi.org/10.1007/s11160-018-9526-1	Média
29	6,02	É provável o táxon produzir gâmetas ou propágulos viáveis (na área da avaliação de risco)?	Sim	Tal especie invasora possui preferencia para ambientes lênticos para desova. https://doi.org/10.1093/plankt/fbh123 https://repositorio.ufpa.br/jspui/bitstream/2011/3490/1/Dissertacao_AvalicaoBiologiaReprodutiva.pdf	Muito alta
30	6,03	É provável o táxon hibridizar naturalmente com taxa nativos?	Não	Devido a ausência de espécies filogeneticamente próximos da corvina na área invadida, não é provável o efeito de hibridização de especies.	Muito alta
31	6,04	É provável o táxon ser hermafrodita ou apresentar reprodução assexuada?	Não	Não há evidencias de hermafroditismo ou reprodução assexuada para a espécie em questão.	Alta
32	6,05	O táxon está dependente de outros taxa (ou de características particulares de habitat) para completar o seu ciclo de vida?	Não	A corvina não depende de outros organismos para completar seu ciclo. https://doi.org/10.1590/S1516-89132002000300010	Muito alta
33	6,06	Existe conhecimento prévio ou probabilidade do táxon produzir um elevado número de propágulos ou descendentes num curto espaço de tempo (ex. < 1 ano)?	Sim	Tal espécie possui estratégias reprodutivas adaptativas, com desovas parceladas, alta densidade e abundancia de ovos e larvas. https://doi.org/10.1093/plankt/fbh123	Muito alta
34	6,07	Quanto tempo (em número de dias, meses ou anos) é necessário para que o táxon atinja a idade de primeira reprodução?	1	Esta espécie apresenta a primeira maturação gonadal no primeira ano de vida. https://doi.org/10.1093/plankt/fbh123	Alta
7. Mecanismos de dispersão					
35	7,01	Dentro da área da avaliação de risco, quantos modos de dispersão (vias/vetores) existem (com habitats adequados na proximidade) que possam potencialmente ser usadas pelo táxon?	Um	A espécie já invadiu e esta distribuída em em diversas localidades da bacia avaliada, podendo se dispersar por outras area vias canais/hidrovias.	Muito alta
36	7,02	Alguma destas vias/vetores de dispersão colocam o táxon na proximidade de uma área protegida (ex. AMP, SIC, Reserva)?	Sim	Devido ao fato da espécie ter rapida dispersão nos locais invadidos, há risco de invasão em locais legalmente protegidos áreas via tributários e canais de inteligência de sub-bacias. A região da mata atlântica, possui importantes área protegidas, sendo estas locais de refugio para várias espécies nativas e protegidas (APA Bacia Paraiba do Sul, APA Sistema Cantareira, APA Sapucaí-Mirim, etc), entre tais, locais ausentes dessa espécies invasora. O Plano de Ação Nacional para Conservação das Espécies Aquáticas Ameaçadas de Extinção da Bacia do Rio Paraíba do Sul, indica que diversas espécies nativas e endêmicas estão ameaçadas pela introdução de novas espécies, as quais podem contribuir para a redução e até o desaparecimento destas espécies locais. https://www.gov.br/icmbio/pt-br/assuntos/biodiversidade/pan/pan-paraiba-do-sul/1-ciclo/pan-paraiba-do-sul- livro.pdf	Alta
37	7,03	O táxon dispõe de meios ativos para se prender ou fixar a substratos sólidos (ex. cascos de navios, bóias, pilares submersos) de modo que aumenta a probabilidade de dispersão?	Não	A espécie nao possui mecanismos de fixação.	Muito alta
38	7,04	É provável que ocorra dispersão natural do táxon na forma de ovos (para animais) ou propágulos (para plantas: sementes, esporos) dentro da área da avaliação de risco?	Sim	Esta espécie desova e se desenvolve em áreas lênticas, e o trecho lótico serve como rota de dispersão por onde os ovos e larvas são transportados. Assim, a corvina pode naturalmente se dispersar no local invadido através da dispersão ativa e passiva dos ovos e larvas.	Muito alta
39	7,05	É provável que ocorra dispersão natural do táxon na forma de larvas/juvenis (para animais) ou de fragmentos (para plantas) dentro da área da avaliação de risco?	Sim	Esta espécie desova e se desenvolve em áreas lênticas, e o trecho lótico serve como rota de dispersão por onde os ovos e larvas são transportados. Assim, a corvina pode naturalmente se dispersar no local invadido através da dispersão ativa e passiva dos ovos e larvas.	Muito alta
40	7,06	É provável os indivíduos mais maduros do táxon migrarem na área da avaliação de risco para se reproduzirem?	Sim	Seus ovos apresentam óleo no saco vitelíneo o que favorece sua flutuação e contribui ainda mais para sua dispersão, pois são facilmente levados pelas águas. https://doi.org/10.1093/plankt/fbh123	Muito alta
41	7,07	É provável outros animais dispersarem ovos ou propágulos do táxon na área da avaliação de risco?	Não	Não há evidências de que a espécie seja dispersa acidentalmente por outras animais, como aves aquáticas.	Média
42	7,08	É provável que a dispersão do táxon através das vias/vetores referidas nas últimas sete questões (35-41; i.e. intencional ou não) seja de forma rápida?	Sim	A espécie é considerada oportunista e possui ciclo de vida rápido (de forma que menos de um ano os indivíduos são capazes de se reproduzir). Além disso, é encontrado em vários habitats, desde águas lênticas ou lagos altamente turvas/claras até águas lóticas. O rápido crescimento associado a grande versatilidade no uso do habitat facilita rapidamente a dispersão da espécie. https://doi.org/10.1093/plankt/fbh123 https://doi.org/10.1007/s11160-018-9526-1	Alta
43	7,09	A dispersão do táxon está dependente da densidade?	Não	Não há evidências que a dispersão é dependente da densidade.	Baixa
8. Atributos de tolerância					

44	8,010	táxon apresenta, em algum estágio do seu ciclo de vida, a capacidade de permanecer fora de água por períodos longos (ex. mínimo de uma ou mais horas)?	Não	Esta espécie não possui respiração pulmonar e seu ovos não possuem resistencia a dessecação.	Alta
45	8,020	táxon apresenta tolerância a uma amplitude de condições de qualidade de água? [No campo de Justificação, indique os parâmetros relevantes para a qualidade de água considerados.]	Sim	A corvina pode ser abundante em habitats com grande variação na hidrologia, composição de sedimentos, geoquímica e características ópticas. https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0141	Alta
46	8,030	táxon pode ser controlado ou erradicado, em habitat selvagem, recorrendo a agentes químicos e biológicos ou a outros meios ou agentes?	Não aplicável	Não há evidências da efetividade de seu controle populacional ou erradicação por meio de agentes.	Baixa
47	8,04	É provável o táxon apresentar tolerância ou beneficiar de perturbações ambientais/humanas?	Sim	Seu comportamento e estratégias generalistas favorecem a corvina a persistir ou mesmo se beneficiar de perturbações ambientais e modificações antrópicas no habitat. https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0141 https://doi.org/10.1007/s11160-018-9526-1	Muito alta
48	8,050	táxon apresenta tolerância a níveis de salinidade maiores ou menores do que aqueles típicos do seu habitat usual?	Sim	Tal espécie possui é descrita como potamódromo e também está distribuída em regiões de estuários. 10.1111/j.1439-0426.2012.02040.x https://www.fishbase.se/summary/4310	Muito alta
49	8,06	Existem inimigos naturais efetivos (predadores) do táxon na área da avaliação de risco?	Não	Não há evidências de predadores naturais nas áreas de risco.	Alta

C. Alterações climáticas

9. Alterações climáticas

50	9,01	Num cenário assente nas atuais previsões para futuras condições climáticas, prevê que os riscos do táxon entrar na área da avaliação de risco irão aumentar, diminuir ou manter-se	Sem alteração	Plagioscion squamosissimus já se encontra na área de risco.	Alta
51	9,02	Num cenário assente nas atuais previsões para futuras condições climáticas, prevê que os riscos do táxon se estabelecer irão aumentar, diminuir ou manter-se?	Aumentar	Devido seu comportamento e estratégias ecológicas oportunistas e generalistas, perturbações no ambiente e condições atípicas (ex. secas severas) podem favorecer a corvina no ambiente invadido. https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0141 https://doi.org/10.1007/s11160-018-9526-1	Alta
52	9,03	Num cenário assente nas atuais previsões para futuras condições climáticas, prevê que os riscos do táxon se dispersar na área da avaliação de risco irão aumentar, diminuir ou manter-se?	Sem alteração	Não se espera que as alterações climáticas interfiram na capacidade da espécie de dispersar.	Baixa
53	9,04	Num cenário assente nas atuais previsões para futuras condições climáticas, qual a magnitude de potenciais impactos futuros na biodiversidade e/ou na integridade/estado ecológico?	Maior	Ainda que os impactos dessa espécie sob condições climáticas variáveis ainda sejam desconhecidas, sua tolerância às mudanças qualitativas de habitats sugere a persistência e dominância da corvina. O aumento de suas interações ecológicas de predação/competição, que aliado a comunidade residente perturbada pelas mudanças nas condições climáticas, podem ter um efeito sinérgico e resultar em maiores impactos na biodiversidade. https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0141	Baixa
54	9,05	Num cenário assente nas atuais previsões para futuras condições climáticas, qual a magnitude de potenciais impactos futuros na estrutura e/ou função do ecossistema?	Maior	Possivelmente, o aumento da dominância dessa espécie pressionara para uma pior qualidade de habitat para suas presas e potenciais competidores. https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0141	Baixa
55	9,06	Num cenário assente nas atuais previsões para futuras condições climáticas, qual a magnitude de potenciais impactos futuros em serviços de ecossistema/fatores socio-econômicos?	Não aplicável	Não há evidências ou informações de impactos socio-econômicos para essa espécie.	Baixa

Estatísticas	
Pontuação	
BRA	37,0
Resultado BRA	-
BRA+CCA	43,0
Resultado BRA+CCA	-
Partição da pontuação	
A. Biogeografia/Histórico	10,0
1. Domesticção/Cultivo	0,0
2. Clima, distribuição e risco de introdução	3,0
3. Invasor noutra local	7,0
B. Biologia/Ecologia	27,0
4. Características indesejáveis (ou persistência)	8,0
5. Exploração de recursos	7,0
6. Reprodução	3,0
7. Mecanismos de dispersão	3,0
8. Atributos de tolerância	6,0
C. Alterações climáticas	6,0
9. Alterações climáticas	6,0
Questões respondidas	
Total	55
A. Biogeografia/Histórico	13
1. Domesticção/Cultivo	3
2. Clima, distribuição e risco de introdução	5
3. Invasor noutra local	5
B. Biologia/Ecologia	36
4. Características indesejáveis (ou persistência)	12
5. Exploração de recursos	2
6. Reprodução	7
7. Mecanismos de dispersão	9
8. Atributos de tolerância	6
C. Alterações climáticas	6
9. Alterações climáticas	6
Setores afetados	
Comercial	11
Ambiental	13
Características nocivas da espécie ou população	24
Limites	
BRA	-
BRA+CCA	-
Condição	
BRA+CCA	0,77
BRA	0,80
CCA	0,54
Data e hora	
09/11/2023 17:59:52	

