



**PRÓ REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO**  
**CÂMPUS ANÁPOLIS DE CIÊNCIAS EXATAS E TECNOLÓGICAS - HENRIQUE**  
**SANTILLO**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO *STRICTO SENSU* EM RECURSOS NATURAIS**  
**DO CERRADO**

**ESPÉCIES NÃO-NATIVAS E O SEU PAPEL SOBRE A ESTRUTURAÇÃO DA**  
**DIVERSIDADE DE ASSEMBLEIAS DE PEIXES DE ÁGUA DOCE EM RIACHOS**  
**NEOTROPICAIS**

**BRUNO RHANNIERY BATISTA DOS SANTOS**

Anápolis  
2021

BRUNO RHANNIERY BATISTA DOS SANTOS

**ESPÉCIES NÃO-NATIVAS E O SEU PAPEL SOBRE A ESTRUTURAÇÃO DA  
DIVERSIDADE DE ASSEMBLEIAS DE PEIXES DE ÁGUA DOCE EM RIACHOS  
NEOTROPICAIS**

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Recursos Naturais do Cerrado, da Universidade Estadual de Goiás como requisito para a obtenção do título de Mestre em Recursos Naturais do Cerrado

**Orientador:** Prof. Dr. Rodrigo Assis de Carvalho

Anápolis

2021

BRUNO RHANNIERY BATISTA DOS SANTOS

**ESPÉCIES NÃO-NATIVAS E O SEU PAPEL SOBRE A ESTRUTURAÇÃO DA  
DIVERSIDADE DE ASSEMBLEIAS DE PEIXES DE ÁGUA DOCE EM RIACHOS  
NEOTROPICAIS**

Dissertação defendida no Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Recursos Naturais do Cerrado da Universidade Estadual de Goiás, para a obtenção do grau de Mestre, aprovada em .... de ..... de , pela Banca Examinadora constituída pelos seguintes professores:

---

Prof. Dr. Rodrigo Assis de Carvalho  
Presidente da Banca  
Universidade Estadual de Goiás

---

Prof. Dr. Renato Bolson Dala-Corte  
Membro Externo  
Universidade Federal de Goiás

---

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Fernanda Melo Carneiro  
Membro Interno  
Universidade Estadual de Goiás

Dedico este trabalho a todos que ainda acreditam na ciência mesmo em dias tão difíceis como os atuais.

### **Agradecimentos**

Primeiramente, agradeço à Universidade Estadual de Goiás por todo suporte durante esses anos. Agradeço a toda equipe docente do Programa de Pós-Graduação em Recursos Naturais do Cerrado que contribuíram com meu crescimento acadêmico. À toda equipe do Laboratório de Biogeografia e Ecologia Aquática (Bioecol).

Agradeço infinitamente ao meu excepcional orientador, prof. Dr. Rodrigo Assis de Carvalho por toda paciência e ajuda que foram fundamentais.

Agradeço muito à minha mãe por me “aturar” e me ajudar em tudo que pode. A também, um agradecimento muito especial a Bolinha que esteve ao meu lado em manhãs, tardes, noites e madrugadas afugentando qualquer sentimento de solidão com o som de suas patinhas tocando o chão e seus latidos e rosnados que ecoam pela casa.

Agradeço ao meu amigo Francisco por todo incentivo, apoio e ajuda; ao Lucas, Denys e Miciele pela companhia em vários momentos de descontração; a Lorena por sempre elevar minha autoestima acreditando em meu potencial; a Lika por todos conselhos e companhia em momentos de necessidade.

E agradeço àquele que esteve comigo em vários momentos e versões de mim, meu amigo e namorado Victor Yuri, obrigado por todos os sorrisos que me tirou, todas conversas e toda parceria ao longo desses anos.

As ameaças sobre a biodiversidade do planeta podem estar ocasionando um sexto processo de extinção em massa, e a introdução de espécies não-nativas em ecossistemas aquáticos de água doce é uma complexa e preocupante ação promotora desta perda de diversidade. O processo de introdução ameaça toda a estruturação das assembleias de peixes, em alguns locais ocasionando extinções, enquanto em outros pode até mesmo contribuir com a elevação da variabilidade de atributos. Sendo assim, é fundamental a compreensão de como a presença das espécies não-nativas afeta os diferentes componentes da diversidade biológica das assembleias de peixes em ecossistemas de água doce, o que traz ao objetivo principal do trabalho: investigar o papel das espécies de peixes não-nativas sobre os diferentes aspectos da diversidade das assembleias de peixes de riachos de cabeceira de água doce e a sua relação com o ambiente, utilizando como região de estudo a bacia do Alto Rio Paraná. Para tanto: 1) registramos a ocorrência de peixes para 586 assembleias com a presença apenas de espécies nativas ou de espécies nativas e não-nativas; 2) calculamos a riqueza de espécies, a diversidade taxonômica e diversidade funcional para cada assembleia; 3) comparamos os dois grupos de assembleias mencionados acima com o método dos mínimos quadrados generalizados; e 4) avaliamos a relação das espécies nativas e não-nativas com as variáveis ambientais através com uma análise de RLQ. Dentro dos 586 riachos amostrados, foram encontradas 159 espécies das quais 28 são consideradas como espécies não-nativas. Os resultados indicaram que há diferença quanto a riqueza e a diversidade taxonômica das assembleias de peixes compostas apenas por espécies nativas daquelas assembleias com a presença das espécies não-nativas, mas que não há diferença para a diversidade funcional. Os resultados demonstraram ainda que riqueza de espécies e diversidade taxonômica são maiores nas assembleias com a presença de espécies não-nativas. Por fim, a RLQ demonstrou que existe uma influência do ambiente sobre a distribuição das espécies, mas que ela não é mediada pelos atributos funcionais das espécies. Possivelmente, o processo de filtragem ambiental e/ou aos impactos antrópicos existentes sobre estas assembleias de peixes na região do Alto Rio Paraná gera um empobrecimento a ponto das assembleias aumentarem a sua quantidade de espécies e a sua diversidade de taxa com a introdução de espécies não-nativas, o que torna o ambiente local e os impactos sobre eles fatores importante para explicar os padrões de distribuição das espécies de peixes de água doce e de seus atributos funcionais em assembleias de riachos de cabeceira.

**Palavras-chave:** Introdução, Riacho de cabeceira, Extinção, Riqueza, Atributos.

**Abstract**

Threats on earth's biodiversity may be promoting the sixth process of mass extinction, and the introduction of non-native species in freshwater aquatic ecosystems is responsible to promote biodiversity loss. The process of introduction jeopardizes fish assemblages' structure, leading to extinctions in some cases, whereas in other cases it may contribute to the elevation of fish diversity. In this way, it is fundamental the comprehension of how the presence of non-native fish species affect different components of diversity in freshwater fish assembles, leading to the main goal of this study: investigate the role of non-native fish species on different aspects of fish assembles' diversity in headwater streams and their relationship with the environment, using the Upper Parana River basin as our study region. To that, we: 1) registered fish species occurrence at 586 assemblages with the presence of native species or native and non-native fish species; 2) calculated species richness, taxonomic diversity, and functional diversity for each assemblage; 3) compared both groups mentioned with the Generalized Least Squares (GLS) method; and 4) evaluated the relationship between native and non-native fish species with the environment using a RLQ analysis. In the 586 headwater streams, we found a total of 159 species with 28 being considered as non-native fishes. The results showed that species richness and taxonomic diversity were different between the group of streams formed only by native species and those formed by native and non-native species, and there is no difference regarding functional diversity. The results found with RLQ analysis also demonstrated that the environment influences on species distribution, but this influence it is not directly related to species traits. Possibly, the processes of environmental filters selection and/or human impacts existing on headwater stream's fish assemblages of the Upper Parana River basin lead to the formation of assemblages with few species, taxa and traits, and the introduction of non-native fish species could promote an elevation in the number of species and taxa. Therefore, such processes are important to explain the occurrence of non-native fish species and the observed patterns.

**Keywords:** Introduction, headwater streams, extinction, richness, attributes

## **Introdução Geral**

De acordo com Nelson *et al.* (2016), existem aproximadamente 30.000 espécies de peixes descritas em todo o planeta, o que corresponde à aproximadamente metade dos vertebrados conhecidos. Deste total de espécies, as águas continentais brasileiras abrigam algo próximo a 10.49%, mostrando a grande riqueza de sua ictiofauna (ICMBIO 2018). Apesar da alta riqueza de espécies, cerca de 10% das espécies de peixes continentais no Brasil já se encontram como ameaçadas de extinção (ICMBIO 2018). Dentre as atividades antrópicas que culminam na perda de diversidade, a introdução de espécies não-nativas em ambientes de água doce é uma das mais preocupantes (Cucherousset e Olden 2011; Pelicice *et al.* 2014; Reid *et al.* 2019). Dos ambientes de água doce no Brasil, as cabeceiras ainda são ambientes pouco explorados pelo difícil acesso e o seu estudo no país começou a aumentar nas duas últimas décadas (Dias *et al.* 2016). Por esta razão, a compreensão de como o processo de invasão e a presença de espécies não-nativas influenciam as assembleias nestes locais e a sua diversidade ainda é algo ainda a ser buscado.

A relação das espécies da comunidade com os processos ecossistêmicos passou a ser mais estudada em meados da década de 90, quando do desenvolvimento de métricas que quantificam as diferenças nos atributos ecológicos das espécies, indo além de aspectos mais tradicionais como a riqueza de espécies e a taxonomia (Tilman *et al.* 2001; Petchey e Gaston 2002, 2006). Apesar deste fator ter levado a um aumento do número de estudos explorando estas diferentes facetadas da diversidade (Cianciaruso *et al.* 2009), a carência de estudos sobre os aspectos funcionais das comunidades de peixes de água doce da região Neotropical, quando comparada com os desenvolvidos em região temperada, ainda permanece. No caso do Brasil, os estudos mais recentes sobre a invasões biológicas e as espécies não-nativas têm explorado tópicos como a Biologia e a Ecologia das espécies invasoras (Resende *et al.* 2008), a dinâmica das invasões biológicas (Magalhães e Jacobi 2013), as políticas públicas relacionadas às espécies não-nativas (Pelicice *et al.* 2014), as estratégias para o manejo e o controle da invasão biológica (Azevedo-Santos *et al.* 2015), os aspectos econômicos (Britton e Orsi 2012), os efeitos de homogeneização (Vitule *et al.* 2012), e as tendências históricas dos estudos que exploram estas espécies (Ruaro *et al.* 2019). Todavia, ainda existem no país lacunas em relação a estes estudos de invasão biológica, sobre como as espécies não-nativas influenciam toda a estruturação das assembleias e a sua relação com o ambiente e, neste contexto, os estudos sobre os impactos que estas espécies não-nativas têm sobre a riqueza de espécies, a diversidade de taxa e a diversidade funcional das assembleias ainda permanece como um tópico pouco explorado (Vitule *et al.* 2017).

Considerando que as assembleias de peixes ao redor de todo o planeta encontram-se ameaçadas pela introdução de espécies não-nativas, incluindo o Brasil, que a presença delas pode afetar a estruturação da diversidade associada às assembleias e que estes tópicos ainda são menos explorados nos riachos de cabeceira de regiões tropicais, este estudo tem como seu objetivo principal investigar o papel das espécies de peixes não-nativas sobre diferentes aspectos da diversidade das assembleias de peixes de riachos de cabeceira de água doce e a sua relação com o ambiente, utilizando como região de estudo a bacia do Alto Rio Paraná.

### **Referências Bibliográficas**

- Azevedo-Santos VM et al (2015) How to avoid fish introductions in Brazil: education and information as alternatives. *Natureza & Conservação* 13, pp. 123–132.
- Britton JR e Orsi ML (2012) Non-native fish in aquaculture and sport fishing in Brazil: economic benefits versus risks to fish diversity in the upper River Parana Basin. *Rev. Fish. Biol. Fisheries*. 22, pp. 555–565.
- Cianciaruso MV et al (2009) Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica* 9(3).
- Cucherousset J e Olden JD (2011) Ecological impacts of non-native freshwater fishes. *Fisheries*. 36. 215–230.
- Dias et al (2016) Trends in studies of Brazilian stream fish assemblages. *Nat. Conserv.* 2016, 14(2), pp. 106-111.
- ICMBIO – Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (2018) Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção: Volume I / -- 1. ed. Brasília, DF: ICMBio/ MMA. 492 p.
- Magalhães ALB e Jacobi CM (2013) Invasion risks posed by ornamental freshwater fish trade to southeastern Brazilian rivers *Neotropical Ichthyology* 11(2), pp. 433-441.
- Nelson JS et al (2016) *Fishes of the World*. Fifth Edition. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey: [i]-xli, 1-707.
- Pelicice FM et al (2014) A Serious New Threat to Brazilian Freshwater Ecosystems: The Naturalization of Nonnative Fish by Decree. *Conservation Letters*, 7(1), 55–60.
- Petchey OL e Gaston KJ (2002) Functional diversity (FD), species richness, and community composition. *Ecology Letters* 5, pp. 402-411.
- Petchey OL e Gaston KJ (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9, pp. 741-758

- Resende EK et al (2008) A successful case of biological invasion: the fish *Cichla piquiti*, an Amazonian species introduced into the Pantanal, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 68(4), pp. 799-805.
- Reid AJ et al (2019) Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biological Reviews* 94: 849-873. <https://doi.org/10.1111/brv.12480>.
- Ruaro R et al (2020) Trends in Studies of Nonnative Populations: Invasions in the Upper Paraná River Floodplain. *Wetlands* 40, 113–124. <https://doi.org/10.1007/s13157-019-01161-y>
- Tilman D (2001) Functional diversity. *Encyclopedia of biodiversity*. In: S.A Levin (ed.). Pg.109–120.
- Vitule JRS et al (2017) Comment on “Fish biodiversity and conservation in South America by Reis et al. (2016). *Journal of Fish Biology* 90: 1182–1190
- Vitule JRS e Prodocimo V (2012) Introdução de espécies não nativas e invasões biológicas. *Estudos de Biologia, Ambiente e Diversidade* 34(83): 225-237.

**Invadindo as cabeceiras: efeitos da presença de espécies de peixes não-nativas sobre a estrutura da diversidade em assembleias de riachos Neotropicais.**

Bruno Rhanniery Batista Santos<sup>1</sup>, Fabrício Barreto Teresa<sup>1</sup>, Pedro Paulino Borges<sup>1</sup>, Lilian Casatti<sup>2</sup>, Gabriel Brejão<sup>2</sup>, Francisco Leonardo Tejerina Garro<sup>3,4</sup>, Paulo dos S. Pompeu<sup>5</sup>, Evanilde Benedito<sup>6</sup>, Fernando Rogério Carvalho<sup>7</sup>, Mauricio Cetra<sup>8</sup>, Murilo Sversut Dias<sup>9</sup>, Yzel Rondon Suárez<sup>10</sup>, Thiago Santos<sup>11</sup>, Rodrigo Assis de Carvalho<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratório de Biogeografia e Ecologia Aquática (Bioecol), Universidade Estadual de Goiás, Anápolis, Goiás, Brazil

<sup>2</sup>Departamento de Zoologia e Botânica, UNESP, São José do Rio Preto, São Paulo, Brazil

<sup>3</sup>Centro de Biologia Aquática, Pontifícia Universidade Católica de Goiás, Goiânia, Goiás, Brazil,

<sup>4</sup>Laboratório de Biodiversidade-PPSTMA, UniEVANGÉLICA, Anápolis, Goiás, Brazil

<sup>5</sup>Laboratório de Ecologia e Conservação de Peixes, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brazil

<sup>6</sup>Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Maringá.

<sup>7</sup>Laboratório de Ictiologia, Setor de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brazil

<sup>8</sup>Departamento de Ciências Ambientais (DCA), Universidade Federal de São Carlos, São Paulo, Brazil.

<sup>9</sup>Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília, Distrito Federal, Brasília, Brazil<sup>10</sup>Centro Integrado de Análise e Monitoramento Ambiental (CInAM), Universidade Estadual do Mato Grosso do Sul, Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brazil

<sup>10</sup>Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri

\*Artigo em preparação para submissão na revista Biological Invasions

## **Introdução**

As ações humanas ao redor do planeta têm promovido a degradação dos ecossistemas naturais de forma tão acelerada que podemos estar vivenciando um sexto processo de extinção em massa (Ceballos *et al.* 2015, 2020). Os ecossistemas naturais de água doce estão entre estes ambientes e as suas comunidades têm enfrentado uma forte elevação nas suas taxas de extinção de espécies (Hermoso *et al.* 2009), fenômeno provocado por uma variada gama de fatores, tais como: sobre-exploração de recursos naturais; poluição; modificações do fluxo da água; perda e fragmentação dos habitats; as mudanças climáticas; e introdução de espécies não-nativas (Dudgeon *et al.* 2006; Reid *et al.* 2019). No presente, o processo de introdução de espécies não-nativas é fortemente potencializado pelo fenômeno da globalização e provoca severos impactos sobre comunidades, ecossistemas e a sua biodiversidade, tanto globalmente quanto localmente, os quais são tão preocupantes quanto os impactos derivados de fenômenos como mudança climática e/ou demais ações humanas sobre a natureza (Vitule 2009; Jeschke *et al.* 2014).

A introdução de uma espécie fora de sua área nativa pode estar diretamente associada à ação humana e, no caso dos ecossistemas aquáticos de água doce, diversas atividades podem facilitar o processo de introdução ou de invasão, tais como: a aquicultura, a pesca esportiva, o aquarismo e a construção de novas barragens (Frehse *et al.* 2016; Liew *et al.* 2016). Uma vez introduzidas, as espécies de peixe não-nativas podem competir e/ou preda as espécies nativas provocando mudanças nas dimensões do nicho ecológico em curto prazo, além de promover a hibridização, a disseminação de parasitas e de doenças, levando à perda de espécies (Vitule e Prodocimo 2012). Do ponto de vista ecológico, as espécies de peixes não-nativas podem ainda alterar o ecossistema a ponto de torná-lo inadequado à sua biota nativa, ocasionando além da extinção de espécies locais como unidades taxonômicas em si, a perda de importantes funções ecológicas para as comunidades e os ecossistemas, provocando sua homogeneização taxonômica, funcional e, até mesmo, genética (Fuller *et al.* 1999; Olden 2006; Rocha *et al.* 2011; Hagen *et al.* 2012; Daga *et al.* 2015). Exemplo do fenômeno de homogeneização pode ser visto em relação ao tamanho corporal de peixes, uma vez que as espécies não-nativas têm causado mudanças na identidade funcional das espécies e levado à formação de assembleias com espécies de corpos de maior tamanho e menos alongados ao redor do mundo (Blanchet *et al.* 2010; Toussaint *et al.* 2018), fato que parece favorecer as espécies que se adaptam aos habitats com um fluxo lento e, portanto, se beneficiam em ambientes antropizados tais como as regiões com a construção de barragens para a geração de energia (Winemiller *et al.* 2016; Pereira *et al.* 2017). Apesar disso, mensurar os impactos destas espécies não-nativas sobre as espécies e/ou as comunidades nativas ainda continua sendo um grande desafio (Gurevitch e Padilla 2004),

principalmente nas regiões do planeta onde as informações sobre a ictiofauna são mais escassas, como os trópicos (Dudgeon *et al.* 2006) e alguns países megadiversos (Frehse *et al.* 2016). Desta forma, é preciso explorar de maneira mais detalhada os efeitos decorrentes da presença das espécies não-nativas sobre a estruturação das comunidades biológicas e sobre a diversidade ecológica que está associada a elas nestas regiões tropicais, as quais abrigam uma das maiores diversidades de água doce do planeta e, ironicamente, por muitas vezes, um alto número de espécies não-nativas como é o caso das assembleias de peixes de água doce ao redor do mundo (Agostinho *et al.* 2007; Frehse *et al.* 2016; Toussaint *et al.* 2016; Vitule *et al.* 2017).

A estrutura de uma comunidade pode ser descrita através de diferentes componentes da diversidade, como riqueza de espécies, diversidade taxonômica e/ou diversidade funcional. Tradicionalmente, a riqueza de espécies é medida pela quantidade de espécies encontrada na comunidade, enquanto a diversidade taxonômica considera a relação taxonômica existente entre as espécies (Warwick e Clarke 1998) e a diversidade funcional a variação de atributos funcionais entre as espécies (Diaz e Cabido 2001). Intuitivamente, pode se esperar que a diminuição na riqueza de espécies de peixes devido às extinções pela introdução de espécies não-nativas no habitat local possa provocar a diminuição na diversidade de taxa e atributos funcionais através da homogeneização das assembleias (Olden 2006; Vitule 2009). Contudo, a relação entre estes diferentes componentes da diversidade em escalas locais nem sempre é clara e constante entre os habitats de água doce (Carvalho e Tejerina-Garro 2015a), e mesmo comunidades com alta riqueza de espécies podem ser formadas por espécies taxonomicamente e funcionalmente semelhantes (Cianciaruso *et al.* 2009). Além disso, em locais com alto grau de degradação pela ação do homem, mesmo as espécies não-nativas podem apresentar papéis ecológicos importantes na manutenção do funcionamento de uma comunidade e ecossistemas de água doce (Reid *et al.* 2019), mantendo a variabilidade de atributos alta. Desta forma, a compreensão de como a presença das espécies não-nativas afeta os diferentes componentes da diversidade biológica das assembleias de peixes em ecossistemas de água doce é fundamental para entendermos sobre a dinâmica e os impactos do processo de invasão.

Em habitats de água doce, a estruturação das assembleias de peixes nas regiões de cabeceira é fortemente influenciada por fatores ambientais que atuam em escalas espaciais locais e que são altamente variáveis e imprevisíveis ao longo do tempo (Grenouillet *et al.* 2004). Por esta razão, variáveis como a velocidade da água, substrato, oxigênio dissolvido, temperatura da água, condutividade e pH, por exemplo, podem funcionar como filtros ambientais para as espécies e seus atributos ecológicos (Poff 1997; Ostrand e Wilde 2002; Carvalho e Tejerina-Garro 2015b), podendo então levar à formação de assembleias de peixes com a presença de: 1) espécies e

características ecológicas únicas (Altermatt 2013; Borges *et al.* 2020); ou 2) de espécies redundantes quanto à sua taxonomia e à sua ecologia (Carvalho e Tejerina-Garro 2015b). Neste primeiro caso, a introdução de uma espécie não-nativa nas assembleias de peixes de riachos de cabeceira pode levar à homogeneização biótica através da perda de informações taxonômica e ecológicas significativas, mesmo quando da extinção de uma única espécie (Dudgeon *et al.* 2006; Vitule 2009; Naeem *et al.* 2012). Por outro lado, no segundo caso, mesmo a perda de uma ou mais espécies poderia não levar a uma redução significativa da diversidade taxonômica e/ou funcional já que as espécies seriam redundantes em sua relação de parentesco (gêneros ou famílias próximas) e atributos ecológicos (Carvalho e Tejerina-Garro 2015b). Por esta razão, é importante compreender como a presença das espécies de peixes não-nativas afeta localmente a ictiofauna destas regiões de cabeceira e a forma como elas se relacionam com o ambiente.

Neste estudo, testamos a hipótese de que a presença de espécies de peixes não-nativas leva a uma redução significativa da riqueza de espécies, e das diversidades taxonômica e funcional das assembleias de peixes de riachos de cabeceira. Esta hipótese está ancorada na premissa de que a presença de espécies não-nativas deve levar as assembleias a um processo de homogeneização via extinção da ictiofauna nativa (diminuição da riqueza de espécies), além da perda de taxa (diminuição da diversidade taxonômica) e de atributos funcionais (diminuição da diversidade funcional), uma vez que habitats de cabeceira tendem a possuir espécies únicas que se perdidas trazem uma grande perda de informação. Adicionalmente, testamos a relação entre os atributos funcionais das espécies e o ambiente de forma a investigar se as espécies de peixes não-nativas: 1) possuem traços funcionais similares aos dos atributos funcionais das espécies nativas; 2) respondem de forma similar ao ambiente. Para testar a hipótese acima, utilizamos um conjunto de dados relacionado a 586 riachos de cabeceira distribuídos na região do Alto Rio Paraná, a qual possui uma alta diversidade de peixes ( $\pm 310$  espécies; Langeani *et al.* 2007) e encontra-se sujeita ao processo de introdução de espécies não-nativas devido aos seguintes fatores: alta densidade populacional e presença de atividades antrópicas como a criação de barragens, os criatórios de pesca e a pesca esportiva (Agostinho *et al.* 2007, 2008). Além disso, a região abrange diversos cursos d'água de cabeceira da bacia do Paraná, portanto, configura-se como uma excelente área de estudo para a investigação dos impactos que a presença destas espécies não-nativas tem sobre a diversidade das assembleias de peixes nativas de riachos de cabeceira.

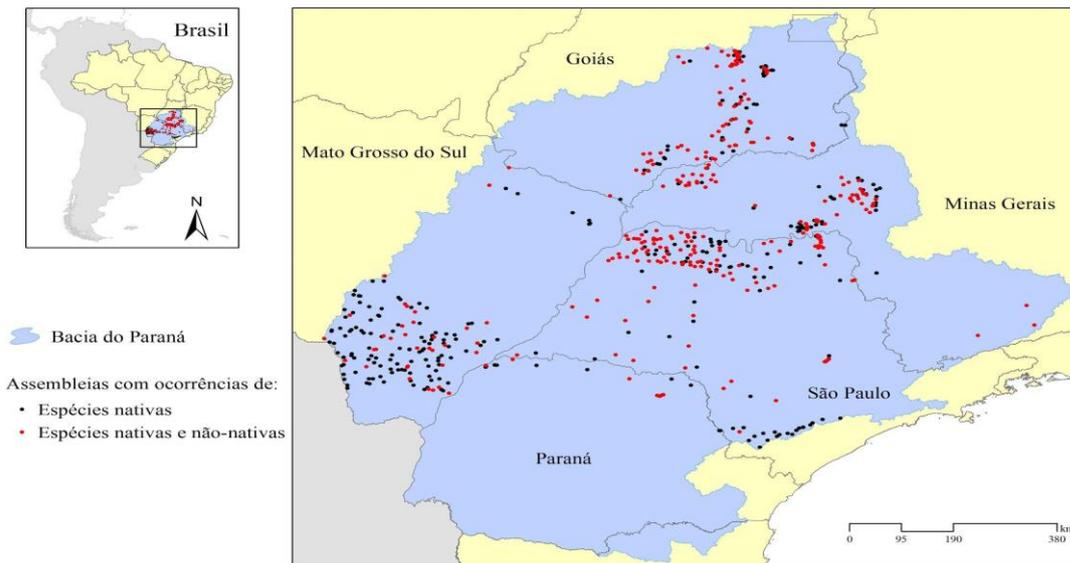
## **Materiais e Métodos**

### Área de estudo e dados de ocorrência

O presente estudo foi desenvolvido na região do Alto da bacia do Rio Paraná cujos riachos de cabeceira situam-se em terrenos íngremes de serras e montanhas, são rasos de fundo arenoso ou pedregoso, e são provenientes da correnteza da água sob o declive encontrada nos terrenos (Rodrigues e Leitão-Filho 2000). Inicialmente, registros de ocorrência de peixes para 1.136 assembleias de peixes de água doce foram obtidos para a realização do projeto “*Patterns of fish community structure and community assembly processes in Neotropical streams*” sob a liderança de Fabricio Barreto Teresa e estes dados foram revisados e padronizadas de acordo com os critérios a seguir: i) manutenção de pontos com ocorrência apenas dentro da ecorregião do Alto Rio Paraná; ii) a manutenção apenas de pontos com coordenadas não suspeitas de erro (georreferenciadas e que caem sobre ou perto de cursos de água); iii) o curso de água deveria ser de primeira até a terceira ordem; iv) a manutenção de dados provenientes de apenas uma única coleta no local e contendo informações sobre a composição de espécies para o ponto; v) manutenção de pontos com a coleta feita em trechos de no mínimo 50 metros de extensão; e, por fim, vi) a manutenção de pontos com a coleta realizada com os métodos de rede de arrasto (Carvalho *et al.* 2017), ou de pesca elétrica (Mazzoni *et al.* 2000; Peressin *et al.* 2018). No final, foram mantidos apenas 586 pontos amostrais dos 1.136 inicialmente obtidos (Figura 1). A lista final de espécies obtida nestes pontos foi avaliada por taxonomistas especializados em peixes de riacho (Dr. Francisco Langeani e Dr. Fernando R. Carvalho) para a confirmação da identidade da espécie, incluindo indefinida/identificação duvidosa.

#### Dados das espécies e cálculo da diversidade

Para o cálculo da diversidade taxonômica das assembleias de peixes foram levantados os dados taxonômicos referentes ao gênero, família e ordem de cada espécie de acordo com as seguintes bases de dados para peixes *Fishbase* (2020) e do *Eschmeyer's Catalog of Fishes* (2020). O valor de diversidade taxonômica de cada assembleia foi calculado a partir do índice de distinção taxonômica ( $\Delta^+$ ) que representa a distância média entre todos os pares de espécies de presentes na comunidade/assembleia (Warwick *et al.* 1995, 1998). Os valores de  $\Delta^+$  podem indicar uma alta (quanto mais próximo a zero) ou baixa (quanto mais próximo a 100) relação taxonômica entre as espécies de uma assembleia (García-Martínez *et al.* 2015) e, nestes casos, o índice aponta para assembleias com baixa ou alta diversidade taxonômica, respectivamente. Os dados funcionais das espécies foram obtidos pela equipe do projeto mencionado acima com o uso de um programa de imagens fotográficas, o *software ImageJ* (Schneider *et al.* 2012).



**Figura 1.** Distribuição espacial dos 586 riachos de cabeceira da bacia hidrográfica do Alto Rio Paraná, Brasil, selecionados a partir dos critérios apresentados acima.

No total, foram obtidos dados para cinco características funcionais das espécies de peixes divididas em 15 categorias, as quais estão relacionadas ao tamanho corporal do animal, à cabeça, à boca, aos olhos e às nadadeiras (Tabela 1). Portanto, atributos estes que estão relacionados diretamente ao uso do habitat e à ecologia trófica, descrevendo a sua relação com a estrutura e processos ecológicos que mantêm comunidades e ecossistemas (ver Tabela 1). Apesar destes atributos serem comumente utilizados na literatura para calcular índices funcionais que descrevem as associações dos peixes com o ambiente, neste estudo optamos por manter as categorias iniciais de cada atributo como forma de explorar a variação total dos atributos funcionais e, além disso, averiguar se existem relações específicas destas categorias com os fatores do ambiente.

Para calcular a diversidade funcional de cada assembleia de peixes, foi utilizado o índice chamado de *Mean Pairwise Distance* (MPD) que considera a média das distâncias entre todos os pares de espécies presentes na assembleia (Webb *et al.* 2002), fato este que garante certa independência do índice quanto a riqueza de espécies da comunidade. Uma vez que o índice foi inicialmente construído para mensurar as relações filogenéticas das espécies, para o seu cálculo foram feitos os seguintes passos: 1) uso da matriz de atributos funcionais

**Tabela 1.** Atributos funcionais coletados, suas categorias e funções ecológicas. Informações da relação entre atributo e funções ecológicas foram retiradas de estudos com peixes de água doce e marinha (Mindel *et al.* 2016; Ribeiro *et al.* 2016; Brucet *et al.* 2017; Villéger *et al.* 2017).

<b>Atributo</b>	<b>Categoria</b>	<b>Funções ecológicas associadas</b>
Tamanho do Corpo	Profundidade do Corpo (PC)	Aquisição de comida, mobilidade na coluna de água, habilidade competitiva e defesa contra predadores, ocupação do habitat (lêntico/lótico)
	Comprimento Total do Corpo (CTC)	
	Comprimento Padrão do Corpo (CPC)	
Cabeça	Comprimento da Cabeça (CC)	Tamanho da presa consumida, uso do espaço e abordagem à presa
	Profundidade da Cabeça (PC)	
Boca	Altura da Boca (AB)	Aquisição do item alimentar (modo de captura, tamanho da presa e tipo de presa), posição na coluna d'água
Olhos	Altura dos Olhos (AO)	Preferência no habitat, aquisição de comida (modo de captura)
	Diâmetro dos Olhos (DO)	
Nadadeiras	Profundidade Corporal Nível de Inserção Nadadeira Peitoral (PCNI)	Mobilidade na coluna de água, posição ocupada na coluna de água, capacidade de se deslocar por longas distâncias, modo de captura da presa ou de defesa contra predadores
	Distância de Inserção da Nadadeira Peitoral na Parte Inferior do Corpo (DIN)	
	Profundidade da Nadadeira Caudal (máx.) (PNC)	
	Profundidade Mínima do Pedúnculo Caudal (PMPC)	
	Superfície da Nadadeira Caudal (SNC)	
	Comprimento da Nadadeira Peitoral (CNP)	
	Superfície da Nadadeira Peitoral (SNP)	

para gerar uma matriz de distância utilizando uma modificação da medida de distância de Gower (Pavoine *et al.* 2009); 2) conversão da matriz de distância em dendrograma funcional pelo método de agrupamento de pares não ponderados com médias aritméticas (UPGMA); 3) conversão do dendrograma em uma “filogenia”; 4) e cálculo do MPD (Pavoine e Bonsall 2010).

### Dados Ambientais

As variáveis ambientais utilizadas nas análises foram de clima conforme descrito abaixo (Tabela 2; Fick e Hijmans, 2017). O uso de variáveis em macroescala pode refletir as condições aquáticas locais, funcionando como substitutas às variáveis locais (Frederico *et al.* 2014).

**Tabela 2.** Lista das variáveis ambientais utilizadas no estudo e os códigos referentes a cada uma apresentados na análise RLQ, Worldclim (Global Climate, 2021).

<b>Código</b>	<b>Variável Ambiental</b>
BIO1	Temperatura Média Anual
BIO2	Faixa Diurna Média (Média do mês (temp. Máx. - temp. Mín.))
BIO3	Isotermalidade (BIO2 / BIO7) ( $\times 100$ )
BIO4	Sazonalidade de temperatura (desvio padrão $\times 100$ )
BIO5	Temperatura máxima do mês mais quente
BIO6	Temperatura mínima do mês mais frio
BIO7	Faixa Anual de Temperatura (BIO5-BIO6)
BIO8	Temperatura média do trimestre mais chuvoso
BIO9	Temperatura média do trimestre mais seco
BIO10	Temperatura média do trimestre mais quente
BIO11	Temperatura média do trimestre mais frio
BIO12	Precipitação Anual
BIO13	Precipitação do mês mais chuvoso
BIO14	Precipitação do mês mais seco
BIO15	Sazonalidade de precipitação (coeficiente de variação)
BIO16	Precipitação do trimestre mais úmido
<b>Código</b>	<b>Variável Ambiental</b>
BIO17	Precipitação do quarto mais seco

---

BIO18	Precipitação do trimestre mais quente
BIO19	Precipitação do trimestre mais frio

---

### **Análises Estatísticas**

A princípio, os conjuntos de dados para a comparação da riqueza de espécies, diversidade taxonômica e funcional entre as assembleias de peixes compostas apenas por espécies nativas e aquelas formadas por espécies nativas e não-nativas foram testados para averiguar: existência de efeito de autocorrelação espacial entre as amostras através do uso de semivariogramas; homogeneidade de variância entre os conjuntos comparados com o teste de Levene (Field 2009), e a existência de uma distribuição normal com o teste de Shapiro-Wilk. Estes testes iniciais indicaram a presença de autocorrelação espacial para os três conjuntos de dados testados (e, também entre os resíduos) e de heterogeneidade entre as variâncias dos três conjuntos de dados. Por esta razão, para resolver o problema da autocorrelação espacial entre os conjuntos de dados foi utilizada uma abordagem com semivariogramas que encontra a estrutura espacial que melhor descreve a distribuição dos conjuntos estudados (Cressie 1993). A partir desta estrutura espacial, a comparação dos valores de diversidade das assembleias compostas apenas por espécies nativas com as daquelas formadas por espécies nativas e não-nativas foi feita com o método dos mínimos quadrados generalizados (do inglês, *Generalized Least Squares*). Este método permite a comparação de dados quando a variância não é homogênea entre os conjuntos e há correlação entre resíduos, estimando os parâmetros em um modelo de regressão linear. Além disso, o teste permite a inserção das coordenadas geográficas dos pontos para a identificação da melhor estrutura espacial que os descreve. As análises foram realizadas no *software R* (R Development Core Team 2019) utilizando os pacotes *pgirmess* (Giraudeau 2018), *nlme* (Pinheiro *et al.* 2020) e *AICcmodavg* (Mazerolle 2020).

Para testar a relação dos atributos funcionais das espécies de peixes com as variáveis ambientais, utilizamos a RLQ que consiste em uma análise multivariada baseada na ordenação de três diferentes matrizes (Dolédec *et al.* 1996): a matriz ambiental (localidades vs. variáveis ambientais, R), a matriz de ocorrência (localidades vs. espécies, L) e a matriz de atributos funcionais (espécies vs. atributos, Q). Nesta análise, as matrizes R e Q são submetidas a uma análise de componentes principais (PCA) e os resultados são usados como restrições em uma análise de correspondência com a matriz L (Dray *et al.* 2003), portanto, a matriz L funciona com a ligação entre as outras duas. A significância deste procedimento é testada com a permutação das matrizes e utilizando a combinação de dois modelos que testam a relação distribuição/atributos e distribuição/ambiente (999 iterações; ver ter Braak *et al.* 2012).

## Resultados

Nos 586 riachos amostrados foram encontradas 159 espécies, das quais 28 são espécies não-nativas (Langeani *et al.* 2007; Tabela 3). Nas assembleias apenas com a presença de espécies de peixes nativos da bacia do Rio Paraná, a riqueza de espécies variou entre 1 e 23 espécies, a diversidade taxonômica entre 15.69 e 100, e a diversidade funcional de 0.03 a 0.48.

Os resultados dos modelos gerados pela análise de Quadrados Mínimos Generalizados indicaram que há uma diferença quanto a riqueza e a diversidade taxonômica das assembleias apenas com a presença de espécies nativas e aquelas assembleias com a presença das espécies não-nativas, mas que não há diferença para a diversidade funcional (Tabela 4). Os resultados indicaram ainda que em média a riqueza de espécies é aproximadamente 2.93 maior nas assembleias com a presença de espécies não-nativas e que a diversidade taxonômica é em média aproximadamente 2.53 maior nas assembleias com as espécies não-nativas.

Os resultados da análise de RLQ indicaram que a distribuição das espécies responde à configuração ambiental entre os riachos (modelo 2 da RLQ,  $p = 0.001$ ), mas esta distribuição não se encontra diretamente relacionada com os atributos funcionais das espécies nativas e/ou das espécies não-nativas (modelo 4 da RLQ,  $p = 0.509$ ). Em relação à associação entre a distribuição das espécies e o ambiente, os dois primeiros eixos da análise RLQ explicaram aproximadamente 90% da variação (eixo 1 = 75.59%, eixo 2 = 14.24%), indicando que as espécies não-nativas respondem à variação do ambiente de forma similar às espécies nativas. Contudo, é interessante pontuar que algumas das espécies não-nativas, notadamente *Claria gariepinus*, *Coptodon rendalli*, *Cyprinus carpio*, *Cichla kelberi* e *Oreochromis niloticus* parecem ser exceções a este padrão e apresentam uma distribuição dissimilar à da maioria das demais espécies (nativas e não-nativas, Figura 2).

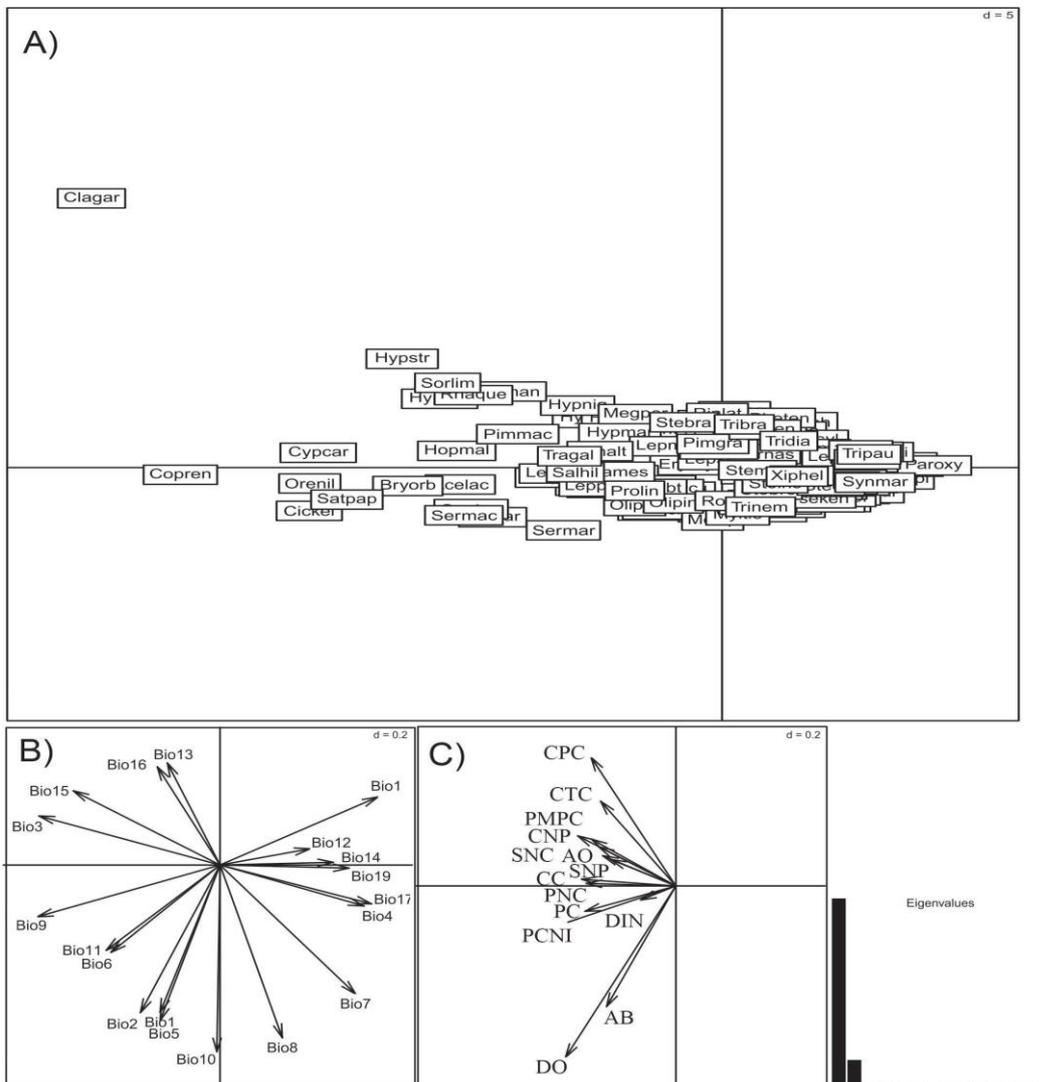
**Tabela 3.** Lista das 28 espécies de peixes não-nativas encontradas nos riachos de cabeceira estudados.

Ordem	Família	Espécie
Characiformes	Characidae	<i>Aphyocharax anisitsi</i>
		<i>Gymnocorymbus ternetzi</i>

		<i>Knodus moenkhausii</i>
		<i>Psellogrammus kennedyi</i>
		<i>Roeboides descavadensis</i>
	Curimatidae	<i>Cyphocharax gillii</i>
		<i>Steindachnerina brevipinna</i>
	Erythrinidae	<i>Erythrinus erythrinus</i>
		<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>
	Serrasalminidae	<i>Metynnis lippincottianus</i>
	Triporthidae	<i>Triporthus nematurus</i>
Cyprinodontiformes	Poeciliidae	<i>Poecilia vivipara</i>
		<i>Poecilia reticulata</i>
		<i>Xiphophorus helleri</i>
Cypriniformes	Cobitidae	<i>Misgurnus anguillicaudatus</i>
	Cyprinidae	<i>Cyprinus carpio</i>
Gymnotiformes	Hypopomidae	<i>Brachyhypopomus gauderio</i>
Cichliformes	Cichlidae	<i>Apistogramma commbrae</i>
		<i>Cichla kelberi</i>
		<i>Coptodon rendalli</i>
		<i>Oreochromis niloticus</i>
Siluriformes	Auchenipteridae	<i>Trichomycterus brasiliensis</i>
	Callichthyidae	<i>Megalechis personata</i>
	Clariidae	<i>Clarias gariepinus</i>
	Loricariidae	<i>Loricariichthys platymetopon</i>
		<i>Rineloricaria lanceolata</i>
		<i>Farlowella hahni</i>

**Tabela 4.** Resultados das análises de Quadrados Mínimos Generalizados para a comparação da diversidade entre as assembleias apenas com espécies nativas e assembleias com espécies nativas e não-nativas considerando diferentes dimensões da diversidade: a riqueza de espécies (S), a diversidade taxonômica ( $\Delta^+$ ) e a diversidade funcional (MPD). Os valores de P que estão em negrito indicam a existência de diferenças entre os dois conjuntos comparados.

	S		$\Delta^+$		MPD	
	T	P	T	P	T	P
Intercepto	17.53	0.0001	160.95	0.0001	28.5643	0.0001
Nativas x Não-Nativas	-3.32	<b>0.001</b>	-2.73	<b>0.0064</b>	-0.3770	0.706



**Figura 2.** Ordenação das espécies (a), variáveis ambientais (b) e atributos funcionais (c) resultantes da RLQ. Os autovalores dos eixos estão apresentados na caixa menor (canto inferior direito).

### Discussão

A presença de espécies não-nativas de peixes em água doce pode levar as assembleias a um processo de homogeneização biótica via extinção e, conseqüentemente, à diminuição da diversidade associada a ela (Hagen *et al.* 2012; Daga *et al.* 2015; Toussaint *et al.* 2018); e, desta maneira, a hipótese inicial levantada neste estudo era a de que as assembleias de peixes presentes em riachos de cabeceira com a presença de espécies não-nativas teriam uma riqueza de espécies, diversidade taxonômica e diversidade funcional menores do que as assembleias de peixes compostas apenas pelas espécies nativas da região do Alto Paraná. Contrariamente a esta expectativa inicial, os resultados apontaram que a riqueza de espécies e a diversidade taxonômica foram maiores nas assembleias de peixes com a presença das espécies não-nativas (a diversidade funcional não foi significativamente diferente do que seria esperado ao acaso), e as explicações possíveis para ambos os padrões podem estar associadas ao processo de filtragem ambiental e/ou aos impactos antrópicos existentes sobre estas assembleias de peixes. Nos riachos de cabeceira, as assembleias de peixes são muitas vezes estruturadas por variáveis do ambiente que funcionam como filtros seletivos (Poff 1997), os quais são capazes de limitar: 1) a quantidade e a composição de espécies (Jackson *et al.* 2001; Costa *et al.* 2018; Rodrigues-Filho *et al.* 2018); e, também, 2) as características ecológicas das espécies que fazem parte destas assembleias locais (Carvalho e Tejerina-Garro 2015b; Carvalho e Tejerina-Garro *et al.* 2018). Além deste processo de filtragem pelo ambiente, os riachos de cabeceira da região do Alto Rio Paraná estão sob forte influência antrópica e poucas áreas se mantêm em condições ainda prístinas, o que pode levar a um maior empobrecimento das assembleias tanto em relação ao número de espécies quanto aos atributos ecológicos das espécies que as compõem (Agostinho *et al.* 2007; 2016). Desta maneira, em locais onde a riqueza de espécies já está reduzida e as espécies de peixes podem ser taxonomicamente mais similares umas às outras do que seria esperado ao acaso, como no caso das cabeceiras, mesmo o processo de introdução de espécies não-nativas poderia na verdade contribuir para o aumento no número de espécies e na diversidade de taxa, mesmo sem a adição de novos atributos funcionais. O aumento da diversidade quando do processo de introdução de espécies exóticas em regiões de comunidades empobrecidas já foi observado em escalas espaciais maiores (Matsuzaki *et al.* 2013), e os resultados obtidos aqui parecem indicar que o mesmo fenômeno pode ocorrer em escalas locais.

Em termos de conservação, isto levanta uma nova e importante questão a ser discutida sobre os efeitos que a introdução das espécies não-nativas de peixes podem ter sob as assembleias de água doce em riachos, principalmente em ambientes que favorecem a formação de comunidades com menor riqueza de espécies e maior redundância taxonômica. Apesar disso, é importante salientar que espécies exóticas continuam a ser danosas para nativa dos locais que invadem e, portanto, este resultado não deve ser necessariamente interpretado como algo benéfico.

O ambiente tem sido um fator importante para explicar os padrões de distribuição das espécies de peixes de água doce e de seus atributos funcionais em assembleias de riachos de cabeceira (Carvalho e Tejerina-Garro 2015b; Ribeiro *et al.* 2016; Rodrigues-Filho *et al.* 2017; Carvalho e Tejerina-Garro 2018). Nossos resultados indicaram existir uma relação entre a distribuição das espécies e a estruturação espacial do ambiente, contudo, as características funcionais das diferentes espécies encontradas não seriam preponderantes para influenciar a distribuição entre estas mesmas assembleias. Uma possível explicação para este padrão é a de que, apesar de dados ambientais obtidos em macroescala poderem ser utilizados como substitutos para os dados ambientais locais (Frederico *et al.* 2014), é possível que o uso destas variáveis seja eficiente para detectar as variações mais relacionadas à distribuição/ambiente, mas não necessariamente às variações locais existentes entre os atributos e o ambiente. Neste caso, variáveis ambientais locais poderiam ser mais eficientes na detecção de como as espécies respondem ao ambiente a partir de seus atributos. Diante disso, é interessante haver estudos mais detalhados com as variáveis locais para o melhor entendimento da distribuição das assembleias de acordo com os atributos das espécies nativas e não-nativas.

Considerando a relação entre distribuição e ambiente, é importante pontuar um grupo de espécies não-nativas que se destaca em relação às demais: *Claria gariepinus*, *Coptodon rendalli*, *Cyprinus carpio*, *Cichla kelberi* e *Oreochromis niloticus*. Espécies como *Claria gariepinus* (bagre africano), *Coptodon rendalli* (carpa comum), *Oreochromis niloticus* e *Cyprinus carpio* (tilápias) são de origem africana, com tamanho corporal geralmente maior e conhecidos por serem competidores e predadores vorazes (Pelicice e Agostinho 2009; Weyl *et al.* 2016; Casimiro *et al.* 2018; Frota *et al.* 2019). Além disso, estas espécies podem suportar também condições muito adversas (para mais detalhes ver a revisão sobre a espécie *Claria gariepinus* feita por Weyl *et al.* 2016), como aquelas que são encontradas em ambientes bastante antropizados. Desta forma, a origem distinta destas espécies e a sua alta capacidade em ocupar locais com a estrutura do habitat muito modificada poderiam explicar o porquê de elas formarem um grupo em separado das demais espécies

Com os resultados encontrados, em que as espécies não-nativas estão até certo ponto contribuindo com o aumento da diversidade dos riachos de cabeceira da bacia do Alto do Paraná, o trabalho contribuiu expondo a necessidade de estudos sobre espécies não-nativas inseridas em locais já impactados por ações antrópicas, sob perspectivas relacionadas a outros fatores ligados à conservação do local em questão.

### **Conclusões**

Apesar dos efeitos negativos que o processo de introdução de espécies não-nativas pode trazer às assembleias locais de peixes de água doce, os resultados encontrados demonstraram que assembleias formadas por espécies nativas e não-nativas possuem valores de riqueza de espécies e diversidade taxonômica maiores do os observados em assembleias formadas apenas por espécies nativas. Este padrão pode estar associado à natureza mais inóspita das cabeceiras que naturalmente forma assembleias mais pobres e/ou às ações antrópicas sobre os riachos da região, portanto, a introdução realizada nestas assembleias mais empobrecidas poderia causar este efeito, abrindo espaço para novas discussões sobre o efeito da introdução de espécies nas comunidades aquáticas locais. Por fim, o trabalho demonstra que em sua maioria as espécies não-nativas parecem responder ao ambiente de maneira similar às nativas, com exceção de algumas espécies africanas que são tidas como predadores vorazes.

### **Agradecimentos**

Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq (proc. 431094/2016-0) e CNPq/MCT/CAPES/FAPEG (Programa de Pesquisa Ecológica de Longa Duração – PELD, sítio COFA (proc. 441278/2016-7) que deram suporte financeiro ao projeto ao qual este trabalho está associado.

### **Referências**

- Agostinho AA et al (2008) Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Brazilian Journal of Biology* 68, pp. 1119-1132.
- Agostinho AA et al (2007) Fish diversity in the upper Paraná River basin: habitats, fisheries, management and conservation. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 10(2):174–186.
- Altermatt F (2013) Diversity in riverine metacommunities: a network perspective. *Aquatic Ecology* 47: 365-377.
- Blanchet S et al (2010) Non-native species disrupt the worldwide patterns of freshwater fish body size: implications for Bergmann's rule. *Ecol. Lett.*, 13, 421–431.

- Borges PP et al (2020) Stream fish metacommunity organisation across a Neotropical ecoregion: The role of environment, anthropogenic impact and dispersal-based processes. *PLoS ONE*. 15(5): e0233733.
- Carvalho DR et al (2017) A fish-based multimetric index for Brazilian savanna streams. *Ecological indicators*. 77: 386–396. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.02.032>
- Carvalho RA e Tejerina-Garro FL (2018) Headwater–river gradient: trait-based approaches show functional dissimilarities among tropical fish assemblages. *Marine and Freshwater Research* 69, 574-584.
- Carvalho RA e Tejerina-Garro FL (2015a) Relationships between taxonomic and functional components of diversity: implications for conservation of tropical freshwater fishes. *Freshwater Biology*. doi: 10.1111/fwb.12616.
- Carvalho RA e Tejerina-Garro FL (2015b) Environmental and spatial processes: what controls the functional structure of fish assemblages in tropical rivers and headwater streams?. *Ecology of Freshwater Fish*. 317-328.
- Casimiro et al (2018) Escapes of non-native fish from flooded aquaculture facilities: the case of Paranapanema River, southern Brazil. *Zoologia* 35, 1–6. doi:10.3897/zoologia.35.e14638
- Ceballos G et al (2020) Vertebrates on the brink as indicators of biological annihilation and the sixth mass extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 117 (24) 13596-13602; DOI: 10.1073 / pnas.1922686117.
- Ceballos G et al (2015) Accelerated Modern Human-Induced Species Losses: Entering the Sixth Mass Extinction. *Sci. Adv.* 1, e1400253.
- Costa ID et al (2018) Responses of fish assemblages to subtle elevations in headwater streams in southwestern Amazonia. *Hydrobiologia* 809, 175–184. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3463-1>
- Cressie NAC (1993) "Statistics for Spatial Data", J. Wiley & Sons.
- Daga VS et al (2015) Homogenization dynamics of the fish assemblages in Neotropical reservoirs: comparing the roles of introduced species and their vectors. *Hydrobiologia* 746, 327–347. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2032-0>
- Dudgeon D et al (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. Cambridge Philosophical Society. *Biol. Rev.* 81, pp. 163–182.
- Fick SE e Hijmans RJ (2017) WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37 (12): 4302-4315.
- Field A (2009) *Descobrimos a estatística usando o SPSS [recurso eletrônico]*. 2. ed. Porto Alegre.

- FishBase (1999) FishBase 99 CD-ROM. ICLARM, Manila.
- Frederico RG et al (2014) Evaluating the use of macroscale variables as proxies for local aquatic variables and to model stream fish distributions. *Freshwater Biology*, 59(11), 2303–2314. doi:10.1111/fwb.12432
- Frehse FA et al (2016) Non-native species and invasion biology in a megadiverse country: scientometric analysis and ecological interactions in Brazil. *Biol Invasions* 18, 3713–3725. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1260-9>
- Frota A et al (2019) Ichthyofauna of headwater streams from the rio Ribeira de Iguape basin, at the boundaries of the Ponta Grossa Arch, Paraná, Brazil. *Biota Neotrop.*, Campinas, v. 19, n. 1, e20180666.
- Garcia DAZ et al (2018) Introductions of non-native fishes into a heavily modified river: rates, patterns and management issues in the Paranapanema River (Upper Paraná ecoregion, Brazil). *Biol Invasions* 20, 1229–1241
- Giraudoux P (2018) pgirmess: Spatial Analysis and Data Mining for Field Ecologists. R package version 1.6.9. <https://CRAN.R-project.org/package=pgirmess>
- Grenouillet G et al (2004) Within-basin fish assemblage structure: the relative influence of habitat versus stream spatial position on local species richness. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61: 93–102.
- Hermoso V et al (2009) Identifying priority sites for the conservation of freshwater fish biodiversity in a Mediterranean basin with a high degree of threatened species. *Hydrobiologia*, 623, 127–140.
- Jeschke JM et al (2014) Defining the Impact of Non-Native Species. *Conservation Biology*, Volume 28, No. 5, 1188–1194.
- Langeani F et al (2007) Diversidade da ictiofauna do Alto Rio Paraná: composição atual e perspectivas futuras. *Biota Neotropica* v7 (n3); p. 181-197.
- Liew JH et al (2016) Dammed rivers: impoundments facilitate fish invasions. *Freshw Biol.* doi:10.1111/fwb.12781.
- Mann HB e Whitney DR (1947) On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Annals of Mathematical Statistics*. v. 18, p. 50-60.
- Mazerolle MJ (2020) AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 2.3-1, <https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg>.
- Mazzoni R et al (2000) Electrofishing as a sampling technique for coastal stream fish populations and communities in the southeast of Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*. 205–216. <https://doi.org/10.1590/s0034-71082000000200003>

- Naeem S et al (2012) The functions of biological diversity in an age of extinction. *Science* 336, 1401-1406. doi: 10.1126/science.1215855
- Olden JD (2006) Biotic homogenization: A new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography*, 33, pp. 2027-2039.
- Ostrand KG e Wilde GR (2002) Seasonal and spatial variation in a prairie stream-fish assemblage. *Ecology of Freshwater Fish* 11: 137–149.
- Pavoine S et al (2009) On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos* 118: 391–402.
- Pavoine S e Bonsall MB (2010) Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews*, 86(4), 792–812.
- Pelicice FM e Agostinho AA (2008) Fish fauna destruction after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) in a Neotropical reservoir. *Biological Invasions*, 11(8), 1789–1801. doi:10.1007/s10530-008-9358-3
- Pereira SP et al (2017) Non-native species in reservoirs: how are we doing in Brazil?. *Hydrobiologia*. Instituto de Biociências da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro.
- Peressin A et al (2018) Ichthyofauna diet changes in response to urbanization: the case of upper Paranapanema River basin (Brazil). *Urban ecosystems*. 2018; 21: 795–803. <https://doi.org/10.1007/s11252-018-0755-9>
- Pinheiro J et al (2020) `_nlme:Linear and Nonlinear Mixed Effects Models_`. R package version 3.1-150, <URL: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>>.
- Poff NL (1997) Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 16: 391–409.
- R Core Team (2019) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Reid AJ et al (2019) Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biological Reviews* 94: 849-873. <https://doi.org/10.1111/brv.12480>.
- Ribeiro MD et al (2016) Use of functional traits to assess changes in stream fish assemblages across a habitat gradient. *Neotropical Ichthyology*, 14(1), e140185. Epub March 30, 2016. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20140185>
- Rodrigues-Filho CAS et al (2018) How are local fish communities structured in Brazilian semiarid headwater streams?. *Hydrobiologia* 819, 93–108. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3650-8>

- Rodrigues-Filho CAS et al (2017) What governs the functional diversity patterns of fishes in the headwater streams of the humid forest enclaves: environmental conditions, taxonomic diversity or biotic interactions?. *Environ Biol Fish* 100, 1023–1032. <https://doi.org/10.1007/s10641-017-0603-4>
- Rodrigues RR e Leitão-Filho HF (2000) *Matas ciliares: conservação e Recuperação*. São Paulo, Editora da Universidade de São Paulo. 320p.
- Schneider CA et al (2012) NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, v.9, pp. 671-675.
- Toussaint A et al (2018) Non-native species led to marked shifts in functional diversity of the world freshwater fish faunas. *Ecology Letters*.
- Violle C et al (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882 – 892.
- Vitule JRS (2009) Introdução de peixes em ecossistemas continentais brasileiros: revisão, comentários e sugestões de ações contra o inimigo quase invisível. *Neotropical Biology and Conservation* 4(2):111-122.
- Warwick RM e Clarke KR (1998) Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology*, 35: 532–543.
- Webb CO et al (2002) Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33, 475–505.. doi:10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448
- Weyl OLF et al (2016) A review of *Clarias gariepinus* invasions in Brazil and South Africa. *Journal of Fish Biology* Volume 89, Issue 1 p. 386-402. <https://doi.org/10.1111/jfb.12958>.
- Winemiller KO et al (2016) Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. *Science*, 351, 128–129.
- WorldClim - Global climate (2021) Disponível em: <http://www.worldclim.org>

## **MATERIAL SUPLEMENTAR**

**Tabela 4** – Lista das espécies de peixes encontradas nos 586 riachos de cabeceira amostrados na região do Alto da Bacia do Rio Paraná, Brasil

<b>Ordem</b>	<b>Família</b>	<b>Espécie</b>	
Characiformes	Acestrorhynchidae	<i>Acestrorhynchus lacustris</i>	
	Anostomidae	<i>Leporinus friderici</i>	
		<i>Leporinus lacustris</i>	
		<i>Leporinus microphthalmus</i>	
		<i>Leporinus paranensis</i>	
		<i>Leporinus octofasciatus</i>	
		<i>Leporinus striatus</i>	
		<i>Megaleporinus obtusidens</i>	
		<i>Schizodon altoparanae</i>	
		Bryconidae	<i>Salminus hilarii</i>
		Characidae	<i>Aphyocharax anisitsi</i>
			<i>Aphyocharax dentatus</i>
			<i>Astyanax biotae</i>
	<i>Astyanax lacustris</i>		
	<i>Astyanax bockmanni</i>		
	<i>Astyanax paranae</i>		
	<i>Astyanax fasciatus</i>		
	<i>Astyanax schubarti</i>		
<i>Brycon orbignyanus</i>			
<i>Bryconamericus coeruleus</i>			
<i>Bryconamericus iheringii</i>			
<i>Bryconamericus turiuba</i>			
Characiformes	Characidae	<i>Galeocharax gulo</i>	
		<i>Gymnocorymbus ternetzi</i>	

*Hasemania hanseni*  
*Hemigrammus parana*  
*Hemigrammus marginatus*  
*Hyphessobrycon anisitsi*  
*Hyphessobrycon bifasciatus*  
*Hyphessobrycon eques*  
*Hyphessobrycon anisitsi*  
*Hyphessobrycon bifasciatus*  
*Hyphessobrycon eques*  
*Knodus moenkhausii*  
*Moenkhausia bonita*  
*Moenkhausia forestii*  
*Moenkhausia intermedia*  
*Moenkhausia sanctaefilomenae*  
*Odontostilbe weitzmani*  
*Oligosarcus paranensis*  
*Oligosarcus pintoii*  
*Oligosarcus planaltinae*  
*Piabina argentea*  
*Piabarchus stramineus*  
*Planaltina britskii*  
*Planaltina myersi*  
*Psellogrammus kennedyi*  
*Serrapinnus heterodon*  
*Serrapinnus notomelas*

---

Curimatidae

*Cyphocharax vanderi*  
*Cyphocharax gillii*

Characiformes	Curimatidae	<i>Cyphocharax modestus</i>
		<i>Cyphocharax vanderi</i>
		<i>Cyphocharax gillii</i>
		<i>Cyphocharax modestus</i>
		<i>Steindachnerina insculpta</i>
		<i>Steindachnerina corumbae</i>
		<i>Steindachnerina brevipinna</i>
		<i>Characidium lagosantense</i>
		<i>Characidium zebra</i>
		<i>Characidium fasciatum</i>
		<i>Characidium gomesi</i>
		<i>Characidium schubarti</i>
	Erythrinidae	<i>Erythrinus erythrinus</i>
		<i>Erythrinus erythrinus</i>
		<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>
<i>Hoplias intermedius</i>		
<i>Hoplias malabaricus</i>		
Iguanodectidae	<i>Roeboides descavadensis</i>	
Lebiasinidae	<i>Pyrrhulina australis</i>	
Parodontidae	<i>Apareiodon ibitiensis</i>	
	<i>Apareiodon affinis</i>	
	<i>Apareiodon piracicabae</i>	
	<i>Apareiodon vladii</i>	
	<i>Parodon nasus</i>	
Prochilodontidae	<i>Prochilodus lineatus</i>	
<hr/>		
Serrasalmididae	<i>Metynnis lippincottianus</i>	
	<i>Myloplus tiete</i>	

		<i>Piaractus mesopotamicus</i>
		<i>Serrasalmus maculatus</i>
		<i>Serrasalmus marginatus</i>
	Triportheidae	<i>Triportheus nematurus</i>
Cyprinodontiformes	Rivulidae	<i>Melanorivulus apiamici</i>
		<i>Melanorivulus pictus</i>
		<i>Melanorivulus punctatus</i>
	Poeciliidae	<i>Pamphorichthys hollandi</i>
		<i>Phalloceros harpagos</i>
		<i>Phalloceros reisi</i>
		<i>Phallotorynus pankalos</i>
		<i>Poecilia vivipara</i>
		<i>Poecilia reticulata</i>
		<i>Xiphophorus helleri</i>
Cypriniformes	Cobitidae	<i>Misgurnus anguillicaudatus</i>
	Cyprinidae	<i>Cyprinus carpio</i>
Gymnotiformes	Apteronotidae	<i>Sternarchus brasiliensis</i>
		<i>Sternopygus macrurus</i>
	Hypopomidae	<i>Brachyhypopomus auderio</i>
	Sternopygidae	<i>Eigenmannia trilineata</i>
		<i>Eigenmannia virescens</i>
Ophidiiformes	Carapidae	<i>Gymnotus inaequilabiatus</i>
		<i>Gymnotus sylvius</i>
		<i>Gymnotus carapo australis</i>
<hr/>		
Cichliformes	Cichlidae	<i>Apistogramma commbrae</i>
		<i>Australoheros tavaresi</i>
		<i>Cichla kelberi</i>

		<i>Cichlasoma paranaense</i>
		<i>Crenicichla britskii</i>
		<i>Crenicichla haroldoi</i>
		<i>Crenicichla jaguarensis</i>
		<i>Crenicichla sp.</i>
		<i>Coptodon rendalli</i>
		<i>Geophagus brasiliensis</i>
		<i>Laetacara araguaiae</i>
		<i>Oreochromis niloticus</i>
		<i>Satanoperca pappaterra</i>
Siluriformes	Aspredinidae	<i>Bunocephalus larai</i>
	Auchenipteridae	<i>Tatia neivai</i>
		<i>Trachelyopterus galeatus</i>
		<i>Trichomycterus brasiliensis</i>
		<i>Trichomycterus candidus</i>
		<i>Trichomycterus davisi</i>
		<i>Trichomycterus diabolus</i>
		<i>Trichomycterus pauciradiatus</i>
	Callichthyidae	<i>Aspidoras fuscoguttatus</i>
		<i>Aspidoras lakoi</i>
		<i>Callichthys callichthys</i>
		<i>Corydoras aeneus</i>
		<i>Corydoras difluviatilis</i>
		<i>Corydoras flaveolus</i>
		<hr/>
		<i>Hoplosternum littorale</i>
		<i>Leptoplosternum pectorale</i>
	Cetopsidae	<i>Cetopsis gobioides</i>

Cichlidae	<i>Geophagus brasiliensis</i>
Clariidae	<i>Clarias gariepinus</i>
Heptapteridae	<i>Cetopsorhamdia iheringi</i>
	<i>Heptapterus multiradiatus</i>
	<i>Imparfinis schubarti</i>
	<i>Imparfinis borodini</i>
	<i>Imparfinis mirini</i>
	<i>Phenacorhamdia unifasciata</i>
	<i>Phenacorhamdia tenebrosa</i>
	<i>Pimelodella avanhandavae</i>
	<i>Pimelodella gracilis</i>
	<i>Rhamdia quelen</i>
	<i>Rhamdiopsis sp</i>
Loricariidae	<i>Ancistrus sp</i>
	<i>Curculionichthys insperatus</i>
	<i>Curculionichthys piracanjuba</i>
	<i>Farlowella hahni</i>
	<i>Hisonotus francirochai</i>
	<i>Hypostomus strigaticeps</i>
	<i>Hypostomus albopunctatus</i>
	<i>Hypostomus ancistroides</i>
	<i>Hypostomus topavae</i>
	<i>Hypostomus iheringii</i>
	<i>Hypostomus hermanni</i>
	<hr/>
	<i>Hypostomus margaritifer</i>
	<i>Hypostomus nigromaculatus</i>
	<i>Hypostomus paulinus</i>

		<i>Hypostomus regani</i>
		<i>Loricariichthys platymetopon</i>
		<i>Microlepidogaster arachas</i>
		<i>Neoplecostomus paranensis</i>
		<i>Neoplecostomus selenae</i>
		<i>Otothyropsis biamnicus</i>
		<i>Otothyropsis marapoama</i>
		<i>Otothyropsis polyodon</i>
		<i>Pareiorhina carrancas</i>
		<i>Pyxiloricaria menezesi</i>
		<i>Rineloricaria lanceolata</i>
		<i>Rineloricaria latirostris</i>
		<i>Rineloricaria pentamaculata</i>
	Pimelodidae	<i>Pimelodus maculatus</i>
		<i>Sorubim lima</i>
	Pseudopimelodidae	<i>Microglanis garavelloi</i>
		<i>Rhyacoglanis paranensis</i>
	Scoloplacidae	<i>Scoloplax empousa</i>
	Trichomycteridae	<i>Parastegophilus paulensis</i>
		<i>Paravandellia oxyptera</i>
Synbranchiformes	Synbranchidae	<i>Synbranchus marmoratus</i>

---